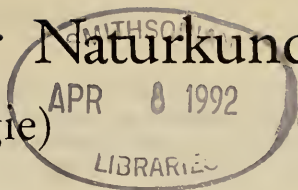


32
Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)



Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.

Ser. A

Nr. 462

94 S.

Stuttgart, 30. 8. 1991

Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax
von *Noterus laevis* Sturm.

Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie
der Noteridae (Coleoptera: Adephaga)

Skeleton and Musculature of the Head and Thorax
of *Noterus laevis* Sturm.

Aspects of the Morphology and the Phylogeny
of the Noteridae (Coleoptera: Adephaga)

Von Torsten Belkaceme, Tübingen

Mit 72 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

1.) Skeletal structures and musculature of the head and thorax of *Noterus laevis* Sturm 1834 are described. The musculature of *Noterus* and other adephaga groups are compared and homologized (chapter 3., 4.).

2.) A gland which is composed by several lobes is present in the anterior region of the head (3.4.1., 5.2.).

3.) A small, round groove with several short, stiff setae is present in the ventral side of the mandible, proximal to the incisivus (3.4.1.).

4.) The epistomal ridge is completely reduced; clypeus and frons are fused (3.1.).

5.) The praementum is bordered laterally by a comb of strong, flattened trichoms (3.6.1.).

6.) A well developed antenna-cleaning organ is present on the anteroventral margin of the femur (4.1.1., 5.2.). The forelegs are flattened dorsoventrally and are adapted for swimming as well as for burrowing (4.1.1.). A strong, curved burrowing spur is inserted at the distal end of the protibia. The base of the burrowing spur and the distal end of the incrassate protarsomere I are covered by a dense row of strongly flattened setae (4.1.1., 5.4.6.). Short, strong spines are present on the ventral side of protarsomere I–III (4.1.1., 5.4.3.).

7.) The distinct prosternal keel is extended cranially, thus forming a small, pointed hook. The profurca is small (4.1.1.).

8.) A strong, internal chitinous bridge connects the walls of the procoxae cranially (4.1.1.).

9.) *M. pronoti quartus* (M 4) and *M. dorso-ventralis quintus* (M 11) are reduced (4.1.2.1., 4.1.2.2.).

10.) The pro- and mesothorax are approximately at right angle, thus forming a deep groove which is adapted for reception of the prolegs in repose. The scutellum is not visible externally.

An alula is not developed (4.2.1.).

11.) The mesepimeron is covered by the anterior margin of the metathorax; it is less strongly sclerotized than the exposed parts of the mesothorax (4.2.1.).

12.) A vestigial mesothoracic pleural ridge is present dorsocranial to the pleural wing process (4.2.1.).

13.) The praepisternum of the mesothorax forms a well developed fork which encloses the prosternal process laterally; the prosternal process projects beyond the mesothorax posteriorly (4.2.1.).

14.) *M. mesonoti primus* (M 28) is reduced in *N. laevis*; *M. mesonoti secundus* (M 29) is present. *M. furca-trochanteralis* (M 52) is extremely thin and may function as a proprioceptor (4.2.2.1., 4.2.2.5.).

15.) The external and the internal lamina of the metacoxae form the „noterid platform“ which is present in all members of Noteridae. The metacoxae are extended cranially. The caudal part of the complicated pro-meso-metathoracic articulation is formed by the metasternal process. The metasternal transverse ridge is completely reduced (4.3.1.).

16.) The large Y-shaped metafurca originates from the broad metacoxal platform; the furcal arms are fused to the posterior metacoxal process. The metatrochanteral tendon is unusually large and complex (4.3.1.).

17.) Different degrees of reduction of the alae were found in 4 out of 153 specimens of *N. laevis*. Well developed flight muscles were found in 4 specimens only. An elongate katastigma is present on well developed alae (4.3.1.).

18.) *M. epimero-subalaris* (M 70) is absent from adults of *N. laevis*. *M. sterno-episternalis* (M 72) is composed of 3 subunits which are inserted on the anterior and central area of the anepisternum and of the pleural ridge (4.3.2.3.). The common tendon of *M. coxa-trochanteralis lateralis a* and *b* (M 87a, b) is directed towards the point of insertion by a distinct rim (4.3.2.4., 5.2.: character 8).

19.) The Noteridae form a monophyletic unit and do not belong to the Dytiscidae (5.2., 5.3.).

20.) *Phreatodytes* is the sister group of the remaining Noteridae (5.2., 5.4.).

21.) *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus* and *Pronoterus* are closest to the basis of the Noterid phyletic tree. They are referred to as basal genera (5.4.1.–5.4.5.).

22.) The genera *Noterus*, *Synchortus*, *Mesonoterus*, *Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* and *Suphisellus* form a well defined monophyletic unit and are referred to as Eunoteridae (5.4.6.).

23.) *Canthydrus* and *Suphisellus* are sister groups (5.4.11.).

24.) *Hydrocanthus* is the sister group of *Canthydrus* + *Suphisellus* (5.4.12.).

25.) The results of phylogenetic discussion are presented in a cladogram (Fig. 72).

26.) Liadytidae Ponomarenko (lower Cretaceous) are probably not members of Noteridae (5.8.).

27.) Eunoteridae have acquired several structural features which make them perfectly suited for bottom-dwelling (5.9.).

Zusammenfassung

1. Skelet und Muskulatur des Kopfes von *Noterus laevis* Sturm 1834 wurden untersucht und beschrieben. Die Muskulatur wurde mit derjenigen bisher untersuchter Adephega verglichen und homologisiert (Abschnitt 3., 4.).

2. Eine aus mehreren Lappen bestehende Drüse liegt im vorderen Bereich des Kopfes (3.4.1., 5.2.).

3. Die Mandibeln weisen proximal des Incisivus auf der ventralen Seite in einer kleinen runden Einbuchtung ein Büschel kurzer, kräftiger Borsten auf (3.4.1.).

4. Die Epistomalleiste ist vollkommen reduziert; Clypeus und Frons sind zur Frontoclypealregion verschmolzen (3.1.).

5. Das Praementum wird seitlich von einem Kamm stark abgeflachter, borstenförmiger Trichome begrenzt (3.6.1.).

6. Eine tiefe Putzscharte für die Antenne ist an der ventralen Vorderkante des Profemur ausgebildet (4.1.1., 5.2.). Die dorsoventral abgeflachten Vorderbeine sind sowohl an das Schwimmen als auch das Graben angepaßt (4.1.1.). Ein kräftiger, langer Grabsporn ist am

distalen Ende der Protibia ausgebildet, der wie das verbreiterte erste Protarsomer an der Basis von einer geschlossenen Reihe stark abgeflachter, dicht stehender Dorne überdeckt wird (4.1.1., 5.4.6.). Die drei basalen Tarsomere zeigen ventral kurze, kräftige Dornen (4.1.1., 5.4.3.).

7. Das Prosternum ist in der Mitte gekielt und median am Vorderrand mit einem kleinen nach hinten gerichteten Häkchen versehen. Die Profurca ist klein (4.1.1.).

8. Die medialen Wände der procoxalen Hüfthöhlen sind im inneren cranial durch eine kräftige Chitinbrücke verbunden (4.1.1.).

9. Der M. pronoti quartus (M 4) und der M. dorso-ventralis quintus (M 11) fehlen (4.1.2.1., 4.1.2.2.).

10. Der Mesothorax stößt seitlich in einem nahezu rechten Winkel auf den Prothorax, wodurch eine Grube entsteht, in die die Vorderbeine eingezogen werden können. Es ist kein Scutellum sichtbar. Eine Alula ist nicht vorhanden (4.2.1.).

11. Das Mesepimerum wird an der Pleuralnaht vom Vorderrand des Metathorax verdeckt; es ist hier insgesamt schwächer sklerotisiert (4.2.1.).

12. Die Pleuralleiste ist im Mesothorax lediglich als kleiner Rest dorsocranial vor dem pleuralen Flügelgelenk vorhanden (4.2.1.).

13. Das Praeepisternum des Mesothorax bildet eine kräftige Gabel, die den Prosternalfortsatz seitlich umfaßt; ventral überlagert der Prosternalfortsatz den Mesothorax (4.2.1.).

14. Der M. mesonoti primus (M 28) fehlt bei *N. laevis*; der M. mesonoti secundus (M 29) hingegen ist vorhanden. Der M. furca-trochanteralis (M 52) ist außerordentlich dünn und dient vermutlich der Propriozeption (4.2.2.1., 4.2.2.5.).

15. Die äußere und die innere Lamelle der Hinterhüfte erzeugen die für alle Noteridae charakteristische Noteridenplattform; die Hinterhüften sind nach cranial ausgedehnt. Der Metasternalfortsatz bildet den caudalen Teil des komplizierten Pro-Meso-Metasternalkontaktes. Eine „transverse ridge“ ist nicht vorhanden und somit auch keine Transversalnaht (4.3.1.).

16. Die große, gegabelte Metafurca entspringt von einer breiten Furcaplattform; die Furcaarme sind mit den hinteren Coxalfortsätzen verwachsen. Die Metatrochantersehne ist sehr großflächig und kompliziert gestaltet (4.3.1.).

17. Von den 153 untersuchten *N. laevis* zeigen vier Tiere unterschiedliche Reduktionserscheinungen an den Alae. Vier Tiere besitzen voll entwickelte Flugmuskulatur und weisen ein großes Metaphragma auf. Der voll entwickelte Flügel weist ein in die Länge gezogenes Katastigma auf (4.3.1.).

18. Der M. epimero-subularis (M 70) fehlt bei *N. laevis*. Der M. sterno-episternalis (M 72) inseriert stufenweise bis zur Unterseite der Pleuralleiste (4.3.2.3.). Die gemeinsame Sehne von M. coxa-trochanteralis lateralis a, b (M 87a, b) wird mittels einer Führungsrinne zur Insertion umgeleitet (4.3.2.4., 5.2.: Merkmal 8).

19. Die Noteridae bilden eine monophyletische Einheit und gehören nicht zu den Dytiscidae (5.2., 5.3.).

20. *Phreatodytes* ist die Schwestergruppe aller anderen Noteridae (5.2., 5.4.).

21. Die Gattungen *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus* und *Pronoterus* sind die ursprünglichsten Vertreter der Noteridae und werden als basale Gattungen bezeichnet (5.4.1.–5.4.5.).

22. Die Gattungen *Noterus*, *Synchortus*, *Mesonoterus*, *Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* bilden eine wohl begründete monophyletische Gruppe; sie werden daher als Eunoterinae bezeichnet (5.4.6.).

23. *Canthydrus* und *Suphisellus* bilden eine monophyletische Einheit (5.4.11.).

24. *Hydrocanthus* ist die Schwestergruppe von *Canthydrus* und *Suphisellus* (5.4.12.).

25. Die Ergebnisse der phylogenetischen Diskussion sind in einem Cladogramm dargestellt (Abb. 72).

26. Eine Stellung der Liadytidae Ponomarenko (untere Kreide) innerhalb der Noteridae ist unwahrscheinlich (5.8.).

27. In der Evolution der Noteridae haben die Eunoteridae durch das Auftreten einer Reihe von Neuerwerbungen (abgeleitete Merkmale) eine optimale Anpassung an das Leben am Gewässergrund erfahren (5.9.).

Inhalt

1. Einleitung	5
2. Material, Methoden, Abkürzungsverzeichnis	6
2.1. Material	6
2.2. Methoden	8
2.3. Abkürzungsverzeichnis	9
3. Kopf und Halsregion	10
3.1. Kopfkapsel	11
3.2. Labrum	12
3.3. Antenne	12
3.3.1. Allgemeines	12
3.3.2. Muskulatur	13
3.4. Mandibel	13
3.4.1. Allgemeines	13
3.4.2. Muskulatur	18
3.5. Maxille	20
3.5.1. Allgemeines	20
3.5.2. Muskulatur	20
3.6. Labium	22
3.6.1. Allgemeines	22
3.6.2. Muskulatur	25
3.7. Hypopharynx und Suspensorium	25
3.7.1. Allgemeines	25
3.7.2. Muskulatur	26
3.8. Epipharynx und Cibarium	26
3.8.1. Allgemeines	26
3.8.2. Muskulatur	26
3.9. Pharynx	27
3.9.1. Allgemeines	27
3.9.2. Muskulatur	27
3.10. Hinterhaupt, Halsregion und kopfbewegende Muskulatur	28
3.10.1. Allgemeines	28
3.10.2. Muskulatur	28
4. Thorax	31
4.1. Prothorax	31
4.1.1. Skelet	31
4.1.2. Muskulatur	34
4.2. Mesothorax	39
4.2.1. Skelet	39
4.2.2. Muskulatur	44
4.3. Metathorax	50
4.3.1. Skelet	50
4.3.2. Muskulatur	60
5. Diskussion	64
5.1. Die stammesgeschichtliche Analyse	64
5.2. Die Monophylie der Noteridae	65
5.3. Stellung und Rang der Noteridae	69
5.3.1. Synapomorphien der monophyletischen Einheit Trachypachidae + Noteridae + Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae	69
5.3.2. Synapomorphien der monophyletischen Einheit Noteridae + Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae	69
5.4. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Noteridae	70
5.4.1. Synapomorphien der Noteridae exklusive <i>Phreatodytes</i>	70
5.4.2. Autapomorphien der Gattung <i>Phreatodytes</i>	71
5.4.3. Synapomorphien der Noteridae exklusive <i>Phreatodytes</i> und <i>Notomicrus</i>	72

5.4.4.	Autapomorphien der Gattung <i>Notomicrus</i>	72
5.4.5.	Synapomorphien der Noteridae exklusive <i>Phreatodytes</i> , <i>Notomicrus</i> und <i>Hydrocoptus</i>	72
5.4.6.	Synapomorphien der Eunoterinae (Noteridae exklusive <i>Phreatodytes</i> , <i>Notomicrus</i> , <i>Hydrocoptus</i> und <i>Pronoterus</i>)	73
5.4.7.	Synapomorphien der Eunoterinae exklusive <i>Noterus</i>	75
5.4.8.	Autapomorphien der Gattung <i>Noterus</i>	75
5.4.9.	Synapomorphien der Eunoterinae exklusive <i>Noterus</i> und <i>Synchortus</i>	76
5.4.10.	Synapomorphien der Eunoterinae exklusive <i>Noterus</i> , <i>Synchortus</i> und <i>Mesonoterus</i>	76
5.4.11.	Synapomorphien der Gattungen <i>Canthydrus</i> und <i>Suphisellus</i>	77
5.4.12.	Synapomorphien der Gattungen <i>Hydrocanthus</i> , <i>Canthydrus</i> und <i>Suphisellus</i>	77
5.4.13.	Synapomorphie der Gattungen <i>Siolius</i> , <i>Suphis</i> , <i>Hydrocanthus</i> , <i>Canthydrus</i> und <i>Suphisellus</i>	78
5.4.14.	Autapomorphien der Gattung <i>Hydrocanthus</i>	79
5.4.15.	Autapomorphien der Gattung <i>Suphis</i>	79
5.4.16.	Autapomorphien der Gattung <i>Renotus</i>	79
5.5.	Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung <i>Noterus</i>	80
5.6.	Grundplan der Noteridae	80
5.7.	Monophylie der bisher eingeführten systematischen Taxa über dem Gattungsrang	80
5.7.1.	Phreatodytidae	80
5.7.2.	Notomicrini	80
5.7.3.	Noterini	80
5.7.4.	Hydrocanthini	81
5.7.5.	Suphisini	81
5.8.	Fossilbefunde	81
5.9.	Betrachtungen zur Evolution der Noteridae	81
6.	Literatur	90

1. Einleitung

Die Noteridae Bedel 1881 werden im angelsächsischen Sprachraum als „burrowing water beetles“ bezeichnet, womit schon ein deutlicher Hinweis auf den Lebensraum der Tiere gegeben ist. Mit wenigen Ausnahmen führen sie am Gewässersgrund zwischen Wurzelgeflecht und verrottendem Pflanzenmaterial ein verborgenes Dasein (YOUNG, 1954; LEECH & CHANDLER, 1956; GALEWSKI 1971; eigene Beobachtungen). Hauptsächlich zum Erneuern des Atemluftvorrates an der Wasseroberfläche verlassen die Tiere ihren bevorzugten Lebensraum. Die Noteridae umfassen bis heute mehr als 250 beschriebene Arten, die in 13 Gattungen, inklusive *Phreatodytes* Uéno, zusammengefaßt sind.

Das Taxon Noterinae wurde 1878 von RÉGIMBART eingeführt. Von BEDEL (1881) ist die Gruppe erstmals in den Familienrang erhoben worden. Neuere Untersuchungen zur Adultmorphologie (BURMEISTER, 1976; BAEHR, 1979; DETTNER, 1985; BEUTEL & ROUGHLEY, 1986) und Larvenmorphologie (RUHNAU, 1986) bestätigen diese Beurteilung. Entgegen dieser Auffassung werden die Noteridae von anderen Autoren (MEINERT, 1901; GUIGNOT, 1931–1933; BALFOUR-BROWNE, 1940; SCHAEFLEIN 1971; ZAITSEV, 1953; FRANCISCOLO, 1979) als Unterfamilie der Dytiscidae betrachtet. Diese Ansicht beruht vor allem auf den großen Ähnlichkeiten (Konvergenzen) der adulten Tiere mit den Dytiscidae. Eine solche Betrachtungsweise kann jedoch zu keiner Erhellung in der Stammesgeschichte der Adephaga führen. Daß die Larven der Noteridae bezüglich ihrer Morphologie und Lebens-

weise wenig Übereinstimmung mit den Larven der Dytiscidae zeigen, wurde schon von BERTRAND (1928) und BÖVING & CRAIGHEAD (1931) ausgeführt. Auf die Systematik haben diese Befunde allerdings wenig Einfluß gehabt. BERTRAND stellte sie sogar in späteren Jahren (1972), unter dem Einfluß von GUIGNOT, wieder als Unterfamilie zu den Dytiscidae. RUHNAU (1985) weist auf die ungewöhnliche Verpuppung der Larven der Noteridae hin: „Nur für *Noterus* ist seit BALFOUR-BROWNE & BALFOUR-BROWNE (1940) bekannt, daß sich die Larve im Schlamm im Gewässerboden einen Kokon baut, angeheftet an Wasserpflanzenwurzeln.“

Die vorliegende Arbeit soll die Frage klären, ob die Noteridae in einem auf genealogischer Verwandtschaft beruhenden System – nach der Methode von HENNIG (1950, 1969) – als eigenständige Familie aufzufassen sind (Abschnitt 5.2., 5.3.). Die Beantwortung dieser Frage erfordert die Kenntnis ihres Grundplanes. Um ein möglichst präzises Bild vom Grundplan der Noteridae zu erhalten, wurden alle Gattungen (inklusive *Phreatodytes*) in die vorliegende Untersuchung mit einbezogen. Dadurch konnte gleichzeitig der Versuch unternommen werden, die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Gattungen der Noteridae zu erhellen.

Nur wenige Arten der Noteridae sind paläarktisch (Abb. 1). Die Gattung *Noterus* mit sieben beschriebenen Arten (ZIMMERMANN, 1930; ZAJTSEV, 1953) ist rein paläarktisch (von *N. granulatus* Régimbart ist ein einziges männliches Exemplar aus China bekannt; Museum Leiden). Aus der Gattung *Hydrocoptus* Motsch. reicht *H. subvittulus* Motsch. (Syrien; ZIMMERMANN, 1930), aus der Gattung *Canthydrus* Sharp reichen *C. diophthalmus* (Reiche) (Süditalien, Syrien; ZIMMERMANN, 1930), *C. luctuosus* (Aubé) (Iran; VAZIRANI, 1968) und *C. politus* Sharp (Japan; ZIMMERMANN, 1930) in das paläarktische Faunengebiet hinein. *Phreatodytes relictus* Uéno ist auf Japan beschränkt.

Die Mehrzahl der verbleibenden Vertreter der Noteridae ist auf die tropischen und subtropischen Regionen verteilt (Abb. 1). Die Vertreter der Gattung *Notomicrus* bewohnen Malaya, Java, die Philippinen, Neuguinea, Australien, Neu-Kaledonien und Samoa (BALFOUR-BROWNE, 1939), Südamerika und das südliche Nordamerika. Sie sind nicht in Afrika vertreten. Ein großes Verbreitungsgebiet weisen die Vertreter der artenreicheren Gattung *Hydrocoptus* auf: Sumatra, Java, Borneo und die Philippinen; westlich davon bewohnen sie Sri Lanka, Indien und reichen bis in das paläarktische Faunengebiet hinein (siehe oben); östlich davon besiedeln sie China, Japan und im Süden Australien. In Afrika sind die Vertreter der Gattung *Hydrocoptus* auf Zentralafrika beschränkt. Die Vertreter der Gattung *Hydrocoptus* fehlen in Amerika. Die Arten der Gattung *Synchortus* bewohnen Zentralafrika und Madagaskar. Die einzige bisher bekannte Art der Gattung *Renotus* (GUIGNOT, 1959) findet sich in Zentralafrika. *Renotus deyrollei* mißt über 8 mm Länge und ist die größte Art unter den Noteridae.

Canthydrus, die artenreichste Gattung der Noteridae, bewohnt Südostasien, China, Japan, Australien, Südamerika und Afrika, von wo aus eine Art im Norden bis in den extremen Süden Europas reicht (siehe oben). Die Vertreter der Gattungen *Pronoterus*, *Mesonoterus*, *Suphis* (inklusive *Colpius*; siehe Abschnitt 5.7.5.) und *Suphisellus* bewohnen nur das südliche Nord-, Mittel- und Südamerika; die Vertreter der Gattung *Hydrocanthus* das südliche Nord-, Mittel- und Südamerika, Afrika, Madagaskar, Südostasien und Australien. *Hydrocanthus* und *Suphisellus* reichen in Nordamerika bis nach Michigan und New York (YOUNG, 1954, 1978, 1979). Die drei Arten der Gattung *Siolius* beschränken sich auf den Norden Südamerikas.

2. Material, Methoden, Abkürzungsverzeichnis

2.1. Material

Von der nachfolgend aufgeführten Artenliste (Tab. 1) wurden aus der Familie der Noteridae bei den Arten *Noterus laevis*, *N. clavicornis* und *N. crassicornis* das Skelet und die Muskulatur des Kopfes und Thorax unter dem Stercomikroskop präpariert und eingehend untersucht. Für *N. laevis* wurden zusätzlich Dünnschnitte im Kopf- und Halsbereich angefertigt. Zum Quervergleich sind das Skelet und Teile der Hinterhüftmuskulatur von *Notomicrus*, *Hydrocoptus*,



Abb. 1. Geographische Verbreitung der Gattungen der Noteridae. — Zeichenerklärung: ● Gattung *Notomicrus*, ○ Gattung *Hydrocoptus*, - - - Gattungen *Pronoterus*, *Mesonoterus*, *Suphis*, *Suphisellus*. — Weitere Erklärungen im Text.

Hydrocanthus, *Canthydrus* und *Suphisellus* gezielt untersucht worden; ergänzend liegen Stereoscan-Aufnahmen vor von *Notomicrus gracilipes*, *Hydrocoptus subvittulus*, *H. bivittis*, *Noterus laevis*, *Mesonoterus addendus*, *Hydrocanthus iricolor*, *Canthydrus luctuosus*, *Suphisellus bicolor*, *Peltodytes spec.* und *Trachypachus holmbergi*. Die verbleibenden Arten wurden hauptsächlich unter dem Stereomikroskop betrachtet.

Tabelle 1. Liste der untersuchten Arten.

Noteridae

- Phreatodytes relictus* Uéno
- Notomicrus gracilipes* Sharp
- Hydrocoptus subvittulus* Motschulsky
- Hydrocoptus bivittis* Motschulsky
- Pronoterus obscuripennis* Fleutiaux & Salle
- Noterus laevis* Sturm
- Noterus clavicornis* (De Geer)
- Noterus clavicornis* var. *convexiusculus* Reiche
- Noterus crassicornis* (Müller)
- Noterus angustulus* Zaitsev
- Noterus ponticus* Sharp
- Noterus japonicus* Sharp
- Synchortus sparsus* Sharp
- Mesonoterus addendus* Blatchley
- Mesonoterus laevicollis* Sharp
- Renotus deyrollei* (Sharp)
- Siolius amazonicus* J. Balfour-Browne
- Siolius bicolor* J. Balfour-Browne
- Siolius clayae* J. Balfour-Browne
- Suphis inflatus* (LeConte)
- Hydrocanthus iricolor* Say
- Canthydrus luctuosus* (Aubé)
- Suphisellus bicolor* (Say)

Cupedidae

Priacma serrata (LeConte)

Gyrinidae

Spanglerogyrus albiventris Folkerts*Orectochilus villosus* (Müller)*Gyrinus substriatus* Stephens

Rhysodidae

Omoglymmius hamatus (LeConte)

Carabidae

Carabus coriacaes Linné*Carabus auratus* Linné*Carabus intricatus* Linné*Cychnus attenuatus* Fabricius*Cychnus caraboides* (Linné)*Gehringia olympica* Darlington*Omophron limbatum* Fabricius

Haliplidae

Brychius elevatus (Panzer)*Peltodytes rotundatus* (Aubé)*Haliplus lineatocollis* (Marshall)*Haliplus ruficollis* (De Geer)

Trachypachidae

Trachypachus holmbergi Mannerheim

Amphizoidae

Amphizoa insolens LeConte*Amphizoa lecontei* Matthews

Dytiscidae

Hyphydrus ovatus (Linné)*Laccophilus hyalinus* (De Geer)*Copelatus haemorrhoidalis* (Fabricius)*Platambus maculatus* (Linné)*Agabus guttatus* (Paykull)*Agabus bipustulatus* (Linné)*Ilybius fuliginosus* (Fabricius)*Dytiscus marginalis* Linné

Hygrobiidae

Hygrobia tarda (Herbst)

2.2. Methoden

Die zur Untersuchung der inneren Anatomie verwendeten Exemplare von *Noterus laevis* stammen aus einem kleinen Tümpel in den Garrigues bei Lamouroux, westlich von Montpellier (Südfrankreich). Die Tiere wurden in großer Anzahl Ende Mai mit einem Wasserkescher gefangen. Die beiden einheimischen Arten – *N. clavicornis* und *N. crassicornis* – stammen aus einem kleinen, abflußlosen Wiesentümpel bei Reusten (Gemeinde Ammerbuch, Kreis Tübingen). Diese wenig beschatteten Gewässer mit reichlichem „schilfartigem“ Pflanzenwuchs stellen entsprechend den Angaben von RUHNAU (1985) ein typisches Biotop für die Noteridae dar. Die einheimischen Tiere konnten vom Frühjahr bis weit in den Herbst hinein mühelos in große Anzahl mit einem Küchensieb erbeutet werden.

Fixiert wurde an Ort und Stelle ausschließlich mit FAE (Formol-Alkohol-Eisessig; im Verhältnis 3:6:1). Zum Aufbewahren wurden die Tiere nach zwei Tagen in 80%igen Alkohol überführt.

Zur Untersuchung der Muskulatur konnten die 3,5–5,0 mm großen Tiere von Hand am Binokular (Stereomikroskop) präpariert werden. Halbierte Tiere und präparierte Körperteile wurden mit Säurefuchsin oder Anilinblau-Orange gefärbt. Im Kopfbereich sind die Befunde an Schnittserien (Schnittdicke 7 µm, Durcopan-Einbettung) überprüft worden. Die Betrachtung des komplizierten Innenskeletes erfolgte hauptsächlich an Mazeraten (10%ige KOH, Diethylentriamin).

Am Rasterelektronenmikroskop (REM, Cambridge Stereoscan 250 Mk 2) wurde ergänzend untersucht und Stereoscan-Aufnahmen angefertigt.

Daß das äußere Skelet seltener Noteridae-Arten untersucht werden konnte, ist der freundlichen Unterstützung mit Material aus eigenen Beständen oder aus den von ihnen verwalteten Sammlungen der folgenden Herren zu danken: Dr. R. G. BEUTEL (RWTH Aachen), Dr. M. J. D. BRENDLELL (British Museum, N. H.), Dr. G. SCHERER (Zoologische Staatssammlung, München).

Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen) schuldet der Autor Dank für die Genehmigung des Themas, für die Betreuung und Förderung der Arbeit und für die zahlreichen Anregungen in praktischen und theoretischen Fragen; Herrn Prof. Dr. W. MAIER (Institut für Biologie III, Spezielle Zoologie, Tübingen) für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die stets bereitwillige Unterstützung. Meinem Freund Dr. R. G. BEUTEL (Aachen) schulde ich ganz besonderen Dank für die wertvollen Anregungen, die vielen fruchtbaren Diskussionen, die gründliche und kritische Durchsicht des Manuskriptes und die sachlich-klärenden Stellungnahmen. Für weitere gründliche Durchsichten des Manuskriptes mit wertvollen Anregungen und Diskussionen bedankt sich der Autor ganz besonders bei Frau Dr. E. MICKOLEIT (Tübingen), Herrn Dr. M. S. FISCHER (Tübingen), Herrn Dr. G. TRÖSTER (Frankfurt), Herrn Prof. Dr. ZWICK (Schlitz). Herrn Dipl.-Biol. S. RUHNAU (Tübingen) dankt der Autor für die großzügige Überlassung wertvoller Literatur und die fruchtbaren Gespräche. Für die Arbeit und die Geduld am Rasterelektronenmikroskop sei Herrn SCHOPMANN (Tübingen) recht herzlich gedankt; Frau M. ROSER (Tübingen) für die guten Ratschläge beim Zeichnen, und allen anderen, die an der Fertigstellung der Arbeit mit Rat und Tat mitgeholfen haben.

2.3. Abkürzungsverzeichnis

<i>Aes</i>	Anepisternum	<i>dSk</i>	dorsales Sklerit des Metepimerum
<i>aL</i>	äußere Lamelle	<i>dTa</i>	dorsaler Tentorialarm
<i>Alc</i>	Alacrista	<i>El</i>	Elytren
<i>Anc</i>	Antecostalnaht	<i>Ep</i>	Epimerum
<i>Apl</i>	Anapleuralnaht	<i>EphL</i>	Epipharyngeallobus
<i>AR</i>	Antennenring	<i>Epl</i>	Epipleuren des Prothorax
<i>AS</i>	„anterolateral scutal suture“	<i>ES</i>	Elytrensockel
<i>Ax</i>	Axillare	<i>ESp</i>	Endsporn
<i>Axl</i>	Axillarligament	<i>Fe</i>	Femur
<i>Bas</i>	Basalare	<i>FlgK</i>	Flügelgelenkkopf
<i>bPr</i>	basaler Prozeß des Elytrensockels	<i>Fu</i>	Furca
<i>Bst</i>	Basistipes	<i>FuPa</i>	Furcaplattform
<i>C</i>	Cardo	<i>Ga</i>	Galea
<i>Cer</i>	Cerebrum	<i>Gf</i>	Ganglion frontale
<i>CoL</i>	Circumocularleiste	<i>GF</i>	Gelenkfortsatz
<i>Cpl</i>	Cryptopleura	<i>GP</i>	Gelenkpfanne
<i>Crt</i>	Crista trochanterica	<i>Gr</i>	Einsenkung des Mesepimerum
<i>Ct</i>	Commissura tritocerebralis	<i>GS</i>	Gelenkschlitz der Metacoxa
<i>Cx</i>	Coxa	<i>GSp</i>	Grabsporn
<i>CxA</i>	Coxalapodem	<i>Gu</i>	Gula
<i>CxG</i>	Coxalgelenk	<i>GuA</i>	Gularapodem
<i>CxF</i>	Coxalfortsatz	<i>GuL</i>	Gularleiste
<i>CxFa</i>	Falte der ventralen Metacoxalwand	<i>GZ</i>	Gelenkzapfen
<i>dl</i>	„discriminal line“	<i>hAl</i>	hinterer Alarfortsatz
<i>Dsh</i>	„dome-shaped structure of first abdominal pleuron“	<i>hCxF</i>	hinterer Coxalfortsatz
		<i>hGr</i>	hintere Tentorialgrube

<i>HpL</i>	Hypostomalleiste	<i>PN</i>	Postnotum
<i>Hp</i>	Hypostoma	<i>pnp</i>	„postmedian notal wing process“
<i>hKr</i>	hinterer Kragen	<i>PocL</i>	Postoccipitalleiste
<i>HS</i>	Sinneshaare	<i>PrAp</i>	Prosternalapodem
<i>Hy</i>	Hypopharynx	<i>PrAx</i>	Praeaxillarsklerit
<i>I</i>	Incisivus	<i>PrN</i>	Pronotum
<i>iL</i>	inner Lamelle	<i>PrSk</i>	Praealarsklerit
<i>Inc</i>	Incisur der Metatrochantersehne	<i>PrstF</i>	Prosternalfortsatz
<i>is</i>	„intrascutal suture“	<i>Psc</i>	Praescutum
<i>ICxS</i>	Intercoxalseptum	<i>Psc-Sc</i>	Praescuto-scutalnaht
<i>Kl</i>	Klauen	<i>rb</i>	„radial bridge“
<i>Lbr</i>	Labrum	<i>Ret</i>	Retinaculum
<i>Lc</i>	Lacinia	<i>Sa</i>	Subalare
<i>Lig</i>	Ligament	<i>sbp</i>	„subcubital binding patch“
<i>lQ</i>	lateral Querbalen	<i>Sc</i>	Scutum
	des Suspensorium	<i>Sca</i>	Scapus
<i>lt</i>	laminatentorium	<i>Scl</i>	Scutellum
	(Tentorialapodem)	<i>Sc-Scl</i>	Scuto-scutellarnaht
<i>mB</i>	semimembranöser Bereich	<i>SH</i>	Sinneshaare
<i>MBas</i>	Sehnenkappe des Basalare	<i>SL</i>	Supracoxallobus
<i>Md</i>	Mandibel	<i>Sma</i>	„semimembranous area“
<i>MH</i>	Mesocoxalhöhle	<i>sMd</i>	sekundäres Mandibelgelenk
<i>MP</i>	Mittelplatte	<i>Smt</i>	Submentum
<i>mr</i>	„median ridge“	<i>Soe</i>	Suboesophagalganglion
<i>Mst</i>	Mediostipes	<i>St</i>	„Prosternum“
<i>MstF</i>	Metasternalfortsatz	<i>Stg I</i>	1. Abdominalstigma
<i>Mt</i>	Mentum	<i>StgSk</i>	Stigmensklerit
<i>MtL</i>	Mentalleisten	<i>Sus</i>	Suspensorium
<i>Mx</i>	Maxille	<i>Ta</i>	Tarsus
<i>n</i>	Antennifer	<i>TB</i>	Tentorialbrücke
<i>NPl</i>	Noteridenplattform	<i>Ti</i>	Tibia
<i>Npl</i>	Notopleuralnaht	<i>Tn</i>	Trochantinus
<i>paW</i>	paramedianer Winkel	<i>To</i>	Tormae
<i>Ped</i>	Pedicellus	<i>Tr</i>	Trochanter
<i>Pf</i>	Palpifer	<i>TrA</i>	Trochanterapodem
<i>Pg</i>	Palpiger	<i>TrK</i>	Trochanterkopf
<i>Pes</i>	Praepisternum	<i>TrS</i>	Trochantersehne
<i>Ph</i>	Phragma	<i>vAl</i>	vorderer Alarfortsatz
<i>PH</i>	Procoxalhöhle	<i>vCxF</i>	vorderer Coxalfortsatz
<i>Pl</i>	Pleura	<i>vFF</i>	ventraler Fortsatz
<i>Plb</i>	Palpus labialis		des Flügelgelenkkopfes
<i>PLL</i>	Pleuralleiste	<i>vGr</i>	vordere Tentorialgruben
<i>PLLa</i>	Pleurallamelle	<i>vKr</i>	vorderer Kragen
<i>PLN</i>	Pleuralnaht	<i>vQ</i>	ventraler Querbalen
<i>Plst</i>	Pleurosternalnaht		des Suspensorium
<i>pMd</i>	primäres Mandibelgelenk	<i>vSk</i>	ventrales Sklerit des Metepimeron
<i>Pmt</i>	Praementum	<i>vTa</i>	vorderer Tentorialarm
<i>Pmx</i>	Palpus maxillaris	<i>y</i>	„yoke plate“.

3. Kopf und Halsregion

Die Muskeln des Kopfes und die den Kopf bewegenden Muskeln werden gemäß der Nomenklatur von v. KÉLER (1963, Anhang) benannt. Die in den Abbildungen verwendeten Ordnungszahlen von v. KÉLER sind in Klammern angegeben.

Die Muskeln von *N. laevis* werden mit den Muskeln von *Dytiscus marginalis* L. (Dytiscidae; BAUER, 1910; RUNGUIS, 1911), *Harpalus* sp. (Carabidae; HENRY, 1958),

Nebria brevicollis F. (Carabidae; EVANS, 1964), *Priacma serrata* LeConte (Cupedidae; BAEHR, 1975), *Gyrinus substriatus* Stephens (Gyrinidae; HONOMICHL, 1975), *Hygrobia tarda* (Herbst) (Hygrobiidae; BEUTEL, 1986) und *Spanglerogyrus albiventris* Folkerts (Gyrinidae; BEUTEL, 1989a) verglichen und soweit möglich, mit diesen homologisiert. Des weiteren werden Arbeiten von DORSEY (1943), LARSÉN (1966) und MATSUDA (1965, 1970) miteinbezogen.

Bei Arbeiten mit übereinstimmender Nomenklatur bedeutet ein Pluszeichen „+“, daß der entsprechende Muskel vorhanden ist. Ein Minuszeichen „-“ steht in denjenigen Fällen, in denen der Muskel nicht vorhanden ist. Für Arbeiten mit abweichender Nomenklatur ist bei Vorhandensein des entsprechenden Muskels der Muskelname oder die entsprechende Ordnungszahl angegeben. Für nicht beschriebene Muskeln steht gleichfalls ein Minuszeichen.

Eingehende Untersuchungen zur Homologie der Muskeln sind in der Bearbeitung von *Hygrobia tarda* (BEUTEL, 1986) enthalten. Auf diese Ergebnisse wird weitgehend zurückgegriffen.

3.1. Kopfkapsel (Abb. 2, 3, 4, 10, 11, 12, 16, 17, 18, 21)

Der weit in den Prothorax einziehbare Kopf ist im Querschnitt queroval und zeigt hinter den Augen den größten Umfang. Im Inneren sind die großen Augen von einer kräftigen Circumocularleiste (CoL; Abb. 12, 17, 18) umgeben. Außen sind sie in die Kontur der Kopfkapsel eingepaßt (Abb. 2). Die dorsoventral abgeflachte Kopfkapsel ist ventral durch die Gula (Gu; Abb. 4, 11) verschlossen, die ohne erkennbare Grenze in das Submentum übergeht. Die Gula ist vorne und hinten gleich breit, in der Mitte aber seitlich ausgedehnt. Den Übergang zwischen den beiden Regionen markieren die nur im REM erkennbaren hinteren Tentorialgruben (hGr; Abb. 4). Caudal von dieser gedachten Grenze ragt das unpaare, mediane Gularapodem (GuA; Abb. 12, 18, 21) in das Kopflumen. Der Anteil der Gula an der ventralen Kopfkapselwand beträgt bei *N. laevis* ungefähr 30%.

Seitlich wird die Gula durch die weit nach innen vorspringende Gularleiste (GuL; Abb. 12, 18, 21) von der ventrolateralen Wand der Kopfkapsel getrennt. Im hinteren Drittel verbindet eine dünne Tentorialbrücke (Tb; Abb. 12, 18, 21) die beiden hohen Gularleisten miteinander. Hinter der Tentorialbrücke bildet jede Gularleiste an ihrem freien Rand eine medianwärts gerichtete Sehnenplatte aus, die einem Teil der den Kopf bewegenden Muskulatur als Ansatz dient. Vorn geht die Gularleiste lateralwärts in die Hypostomalleiste über (HpL; Abb. 11, 18). An die kurze, gebogene Hypostomalleiste schließt nach vorn das Hypostoma (Hp) an, das sich zwischen die Mandibelgrube und die Maxillengrube schiebt. Die Gelenkpfanne für das primäre Mandibelgelenk (pMd; Abb. 18) liegt auf der Dorsalseite des Hypostoma.

Das gut ausgebildete Tentorium besteht aus den langen, abgeflachten dorsalen Tentorialarmen (dT_a), den viel kürzeren, dünnen vorderen Tentorialarmen (vT_a; Abb. 12, 16, 18), den mit der Gularleiste eine Einheit bildenden hinteren Tentorialarmen und der oben erwähnten, weit nach caudal gerückten, dünnen Tentorialbrücke. Die Tentorialbrücke entsendet median einen nach vorn gerichteten Fortsatz. Er dient der Muskulatur als Ursprung. Der hintere Tentorialarm bildet ein breites, medianwärts gerichtetes Apodem (laminatentorium: HATCH, 1927; lt; Abb. 12, 18, 21). Dieses einem Teil des Stipesadduktor als Ansatzstelle dienende Tentorialapodem reicht bis zur Medianlinie, ohne daß es mit dem Gegenstück verschmilzt. Der dorsale Tentorialarm ist apical zu einem kleinen Teller abgeflacht und ligamentös mit der

dorsalen Innenfläche der Kopfkapsel verbunden. Der vordere Tentorialarm entspringt ventral des Antennenringes vor dem Condylus des sekundären Mandibelenkes (sMd; Abb. 12). Äußerlich sind die Einstülpungsstellen der vorderen Tentorialarme – die vorderen Tentorialgruben (vGr; Abb. 4) – deutlich zu erkennen.

Die Epistomalleiste ist vollkommen reduziert. Clypeus und Frons sind zur Frontoclypealregion verschmolzen.

3.2. Labrum (Abb. 2, 3, 7, 9, 12)

Das Labrum ist zur Hälfte unter die clypeale Region zurückgezogen (Abb. 12). Zwischen den beiden Antennenringen ist der Vorderrand der Clypealregion caudad umgeschlagen. An dem freien Rand setzt die breite Membran an, die das Labrum mit der Kopfkapsel verbindet. Auf der Dorsalseite des Labrum stehen kurz hinter der Vorderkante, in einer Einsenkung der Cuticula, eine Reihe mittellanger Sinnesborsten. Die Borstenreihe beschränkt sich auf das mittlere Drittel des Labrum (Abb. 2, 7, 10). Die ventrale Seite des Labrum ist schwächer sklerotisiert und beiderseits der Medianlinie eingebuchtet. In den Einbuchtungen liegen die membranösen Epipharyngealloben (Abschnitt 3.8.1.). Die vordere Kante des Labrum ist caudalwärts umgeschlagen und weist beiderseits der Medianlinie je einen, lateral je drei oder vier kräftige Dorne auf. Die medianen Dorne sind nach hinten, die seitlichen mediad gerichtet (Abb. 7). An den hinteren Ecken des Labrum ragen zwei kurze, ventralwärts gekrümmte Forstsätze (Tormae: EVANS, 1964; To, Abb. 12) in das Kopfflumen.

Dem Labrum zuzuordnende Muskeln sind nicht vorhanden.

3.3. Antenne

3.3.1. Allgemeines (Abb. 2, 3, 5, 10, 11, 15, 16, 59)

Der Scapus (Sca) der elfgliedrigen Antenne ist basal stark aufgebläht (Abb. 15, 59). Der globuläre Basalteil artikuliert in einem entsprechend großen Antennenring. Der kurze, zylindrische, etwas gedrungene distale Anteil des Scapus ist durch einen engen Hals vom proximalen Teil abgesetzt. Der globuläre Basalteil weist ventral eine Rinne auf, in die der Antennifer (SNODGRASS, 1935) des unteren Antennenringes greift (n: Abb. 4). Lateral der Rinne stehen feine Sinneshaare. Der Pedicellus und die Geißel der weiblichen Tiere sind untereinander annähernd gleich lang. Die Antennenglieder fünf und sieben sind leicht verbreitert (Abb. 10). Das fünfte Antennomer der Männchen (Abb. 11) ist stark vergrößert, nahezu doppelt so breit und lang wie die folgenden Glieder und nach außen lappig erweitert. Antennomer sechs ist um knapp die Hälfte kürzer als das Fünfte; die lappenförmige Erweiterung des sechsten Antennengliedes ist vorne abgerundet. Die Fühlerglieder sieben bis zehn sind etwas breiter als lang, an den vorderen Außenecken leicht ausgezogen. Das letzte Antennomer ist kegelförmig. Die Antennenglieder fünf und sechs sind auf der Ventralseite der lappenförmigen Erweiterungen ausgemuldet. Die Mulden setzen sich medial an den folgenden Antennengliedern bis zur Basis des letzten Antennomer fort (Abb. 5). Die Oberfläche der Mulden sind durch Sinnesborsten aufgeraut. Das Antennenglied fünf trägt beim Männchen und beim Weibchen medial und dorsal je eine, die Antennomere sieben und neun tragen medial, lateral und dorsal je eine kleine Seta. Am letzten Antennenglied stehen apical vier, an der Basis zwei kleinere Setae (Abb. 10, 11).

3.3.2. Muskulatur (Abb. 15, 16)

M. tentorioscapalis anterior (1.):

Ein flacher Muskel, der von dem mittleren Teil des dorsalen Tentorialarmes entspringt. Er inseriert sich verjüngend ventral am vorderen Rand der Scapusbasis, unterhalb des *M. tentorioscapalis med.* (4.). Der *M. tentorioscapalis ant.* bewegt die Antenne nach vorn unten.

BAUER (*Dytiscus marginalis*); *M. depressor antennae*; — HONOMICHL (*Gyrinus substriatus*): *M. rotator scapi*; — BEUTEL (*Hygrobia tarda*): +; — BEUTEL (*Spanglerogyrus albiventris*): +; — MATSUDA: 51.

M. tentorioscapalis posterior (2.):

Der kleinste der drei Antennenmuskeln entspringt von der dorsalen Kopfkapsel medial des Auges. Er inseriert posterodorsal an der Basis des Scapus. Der *M. tentorioscapalis post.* bewegt den Fühler nach hinten.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor antennae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator et rotator scapi posterior*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 53.

M. tentorioscapalis medialis (4.):

Wie der vorhergehende entspringt der mittlere Antennenmuskel von der dorsalen Kopfkapsel, caudal des *M. tentorioscapalis post.* (2.) und inseriert anterodorsal an der Basis des Scapus, oberhalb des *M. tentorioscapalis ant.* (1.). Zusammen mit dem *M. tentorioscapalis post.* (2.) bewegt er die Antenne nach oben.

BAUER (*Dyt.*): *M. extensor antennae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator et rotator scapi anterior*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 52.

M. scapopedicellaris lateralis (5.):

Der Muskel entspringt von der hinteren Wand des globulären Basalteiles des Scapus. Er inseriert am hinteren basalen Rand des Pedicellus. Der *M. scapopedicellaris lat.* bewegt den Pedicellus und die Geißel nach hinten.

BAUER (*Dyt.*): *M. abductor articuli secundi antennae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. depressor pedicelli*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

M. scapopedicellaris medialis (6.):

Er entspringt von der vorderen Wand des globulären Basalteiles des Scapus. Der Muskel inseriert am vorderen basalen Rand des Pedicellus. Als Antagonist zum *M. scapopedicellaris lat.* (5.) bewegt er den Pedicellus und die Geißel nach vorn.

BAUER (*Dyt.*): *M. adductor articuli secundi antennae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator pedicelli*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

3.4. Mandibel

3.4.1. Allgemeines (2, 4, 13, 17, 19)

Die Mandibeln sind dorsal stark gewölbt, im Querschnitt etwa dreieckig. Lateral ragen sie etwas unter dem Labrum und dem Clypeus hervor (Abb. 10). Die Ventralseite ist nahezu flach und liegt den darunter gelegenen Maxillen an. Zwei unterschiedlich stark entwickelte Incisivi (I; Abb. 13) bilden das vordere Ende der Mandibel. Zwischen den beiden Incisivi verläuft eine ausgeprägte Schneidekante. An der linken Mandibel überdacht diese Schneidekante einen Borstensaum (Abb. 13a). Der von dorsal nicht sichtbare Saum fehlt der rechten Mandibel. Die dorsale Fläche der Schneidekante ist mit sehr feinen Sinnesborsten versehen. Ein dritter, kleinerer Incisivus bildet das vordere Ende des Retinaculum (Ret). Die mediale Kante des Retinaculum trägt eine Reihe von Setae, die an der linken Mandibel in den Borstensaum unterhalb der Schneidekante übergehen. Die ventrale Fläche der Mandibel weist proximal des ventralen Incisivus in einer kleinen runden Einbuchtung ein Büschel

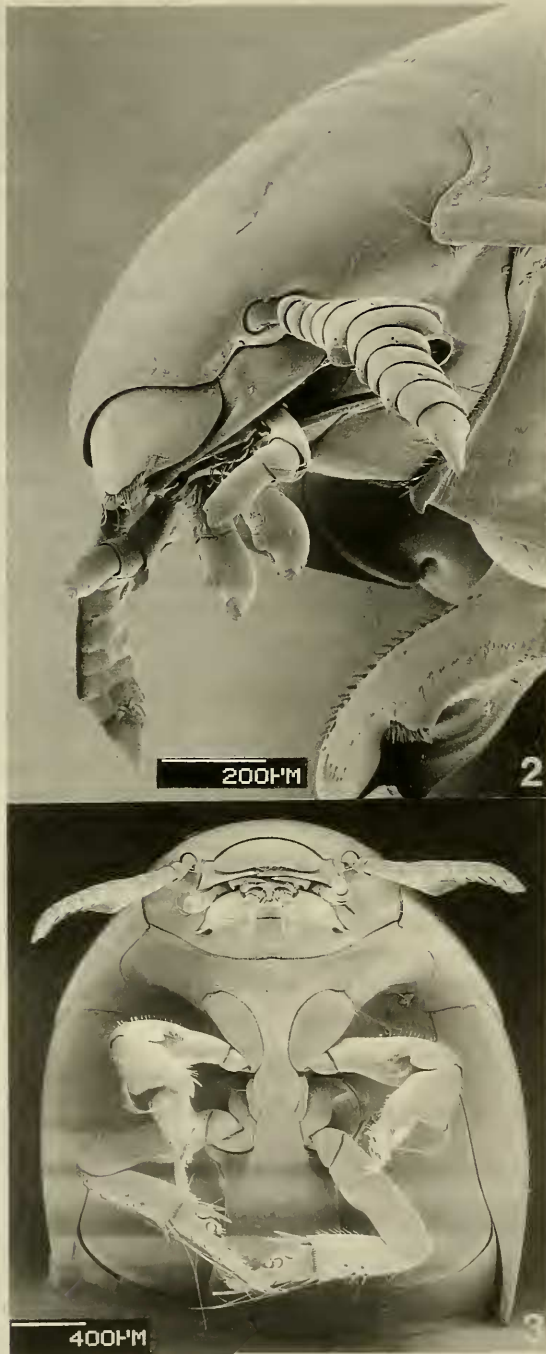


Abb. 2-3. *Noterus laevis* ♂. - 2. Kopf, Profilansicht; die Augen sind stromlinienartig in die Kopfkapsel integriert; - 3. Kopf, Pro-, Meso- und Metathorax in Ventralansicht; die Hinterbeine sind abpräpariert. Deutlich erkennbar ist der komplizierte Pro-, Meso- und Metasternalkontakt.



Abb. 4–6. *N. laevis* ♂. – 4. Ventralansicht des Labium und der Mundwerkzeuge; die Grenze zwischen Submentum und Gula markieren die schlitzförmigen hinteren Tentorialgruben (hGr). – 5. Antenne ♂, Ventralansicht; – 6. Praementum und Mentum, Dorsalansicht. Der Hypopharynx ist abpräpariert. Caudal am Praementum sind die hakenförmigen Apophysen des Palpiger erkennbar. Seitlich davon erheben sich die Mentalleisten. Am lebenden Tier sind die stark abgeflachten Trichome (Tri) dorsalwärts aufgerichtet und begrenzen seitlich den Praeorraum.

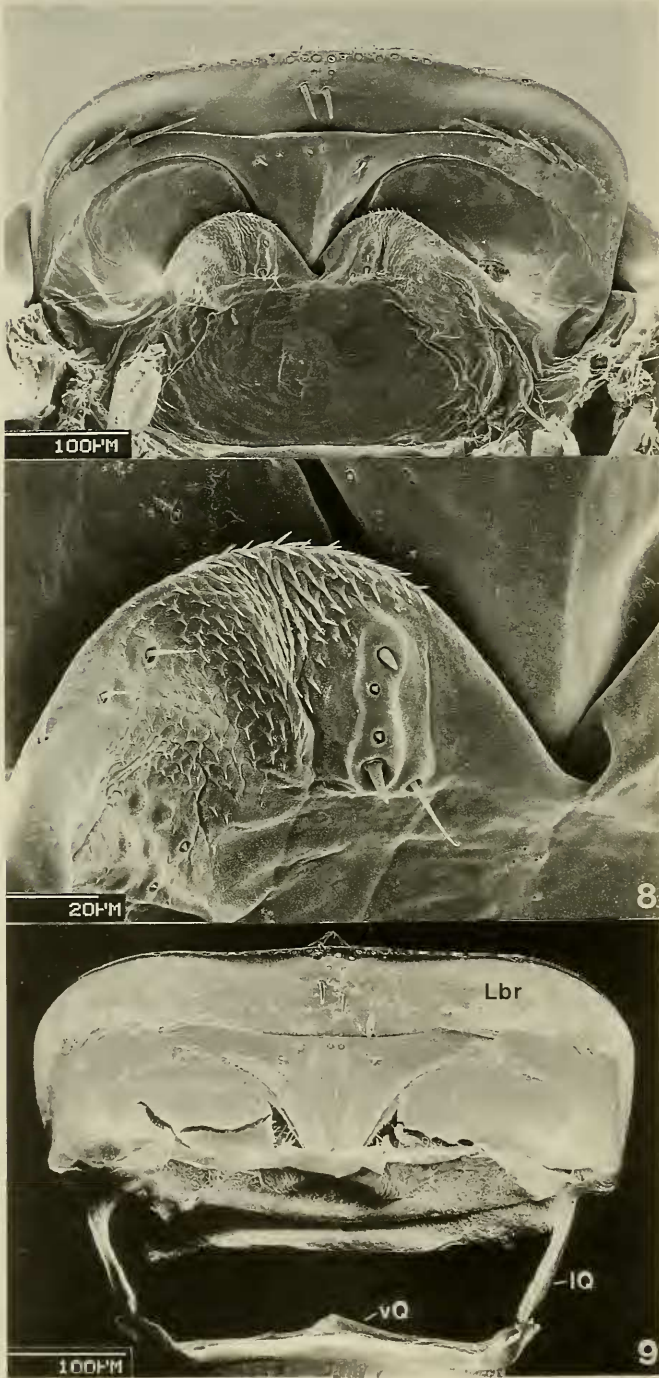


Abb. 7–9. *N. laevis* Labrum. – 7. Labrum und Epipharynx von ventral; – 8. Ausschnitt aus Abb. 7, rechter Epipharyngeallobus mit Sinneszellen und abgeflachten Trichomen. – 9. Labrum und Suspensorium von ventral, Epipharynx abpräpariert.

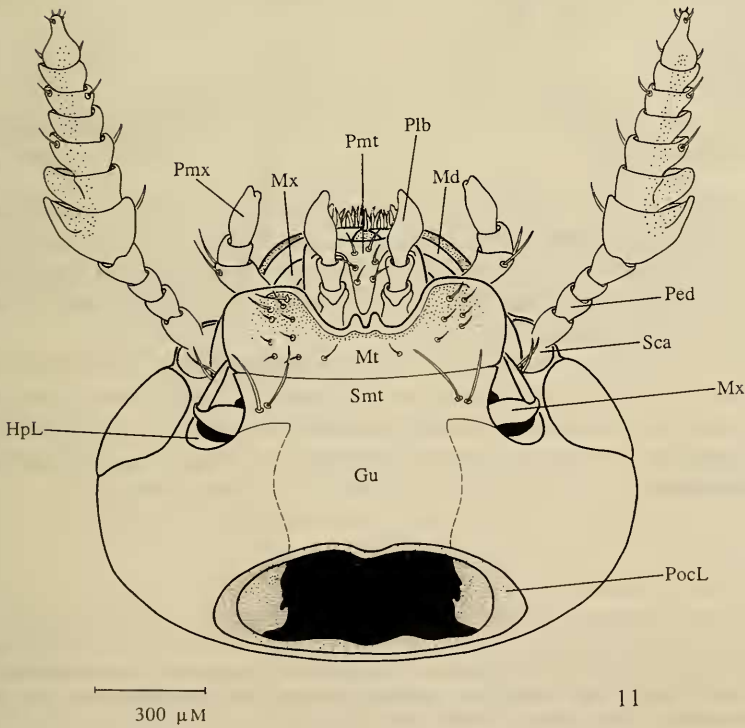
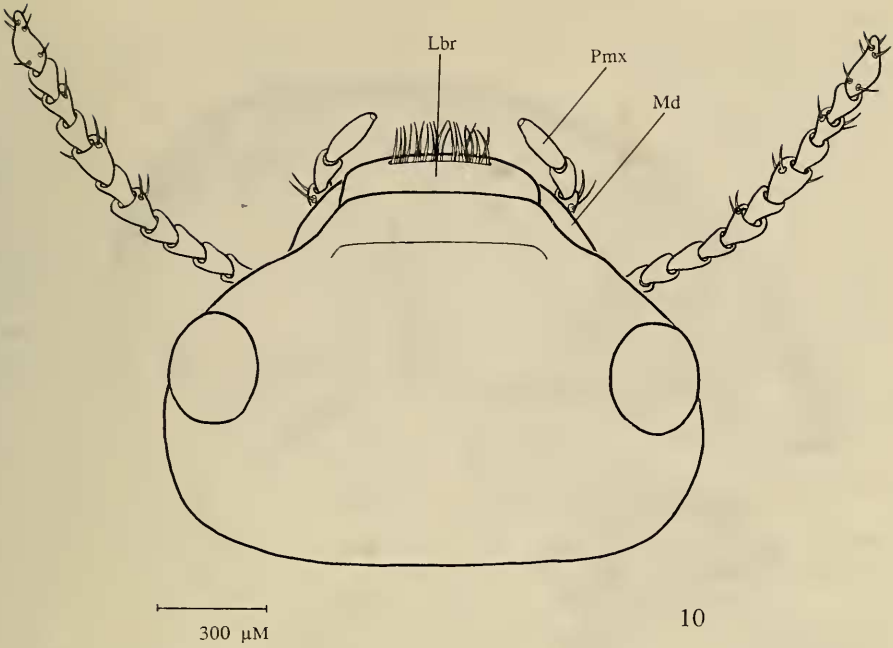
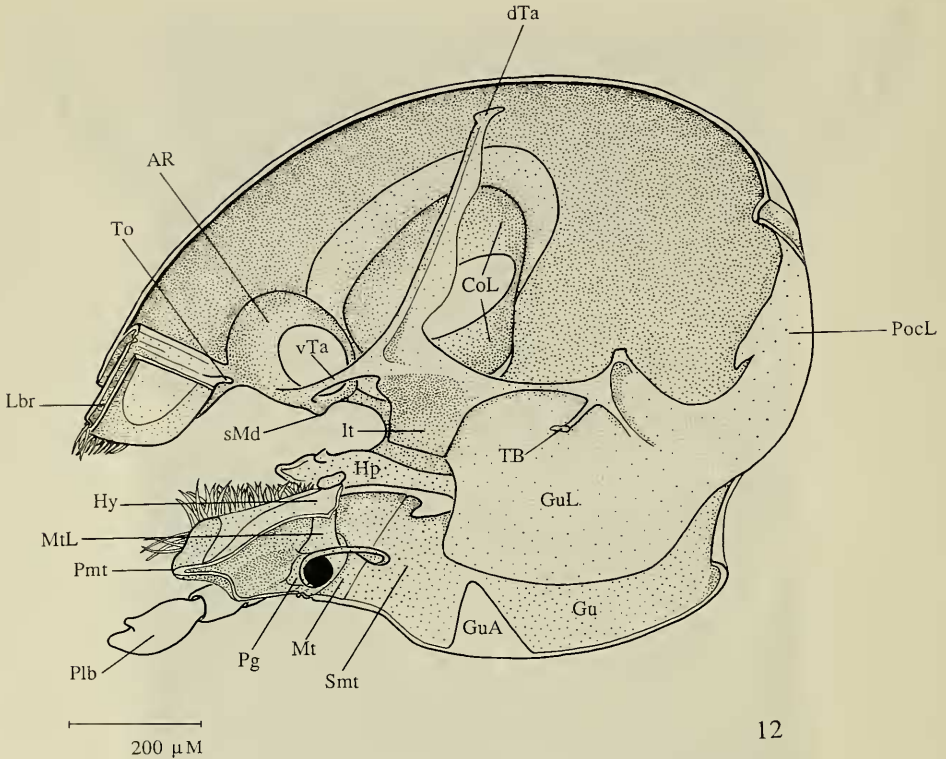


Abb. 10–11. *N. laevis*, Kopf. – 10. ♀, Dorsalansicht; – 11. ♂, Ventralansicht, Verlauf der Gularleiste durchscheinend gezeichnet.



12

Abb. 12. *N. laevis*, Medianansicht der Kopfkapsel, Innenskelet; Mandibel und Maxillen abpräpariert.

kurzer, kräftiger Borsten auf (Abb. 13a). Medial an der ventralen Mandibelbasis liegt der Condylus des primären Mandibelgelenkes (pMd). Die Einbuchtung des sekundären Mandibelgelenkes (sMd) befindet sich gegenüber auf der Dorsalseite etwas weiter lateral. In Ruhestellung überlappt die größere linke Mandibelspitze etwas die Spitze der rechten Mandibel (Abb. 4).

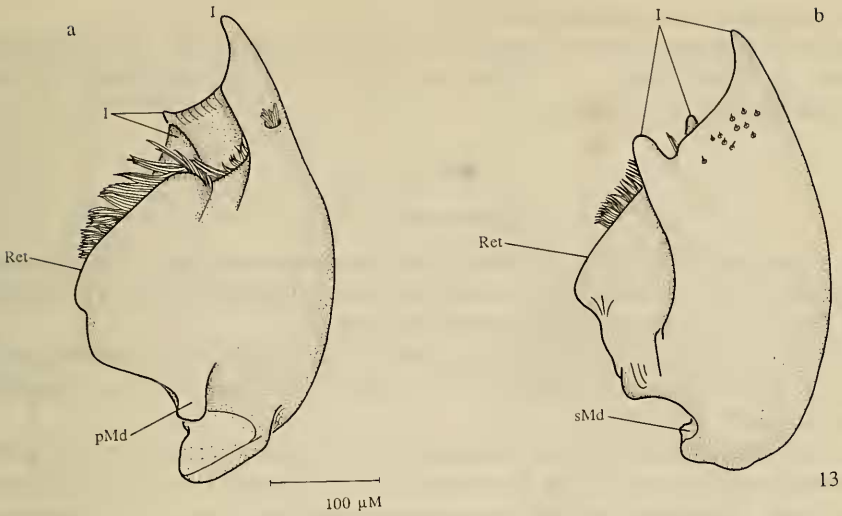
Eine paarig angelegte Drüse liegt im vorderen Bereich des Kopfes. Die Mündungen ihrer Ausführungsgänge liegen an den Basen der Mandibeln, in der Membran zwischen Mandibel und Maxille. Es sind jederseits mindestens drei Mündungen vorhanden. Caudal reicht die aus mehreren Lappen bestehende Drüse bis kurz hinter die Circumocularleiste.

3.4.2. Muskulatur (Abb. 17)

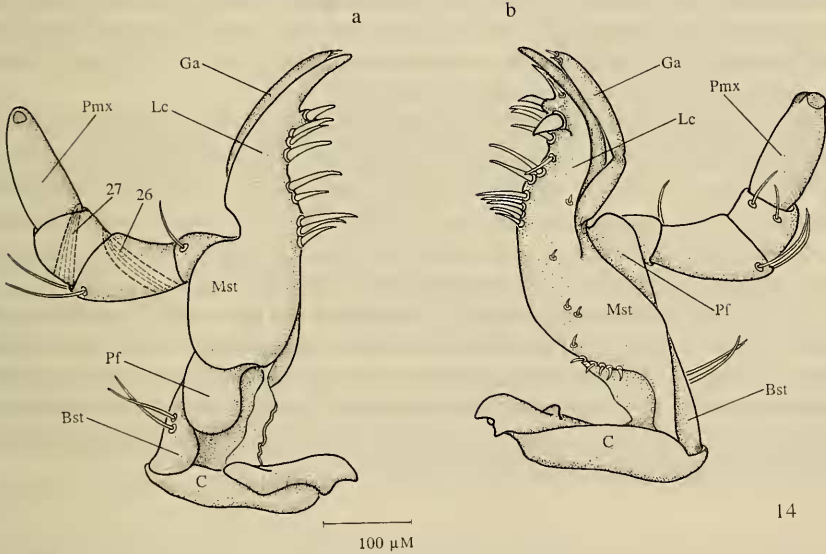
M. craniomandibularis internus (11.):

Die Fasern des kräftigsten Kopfmuskels sind zu drei Bündeln zusammengefaßt. Sie entspringen noch vor dem hinteren Augenrand vom größten Teil der hinteren Kopfkapselwand. Die zwei oberen Muskelbündel entspringen dorsolateral, das untere lateral. Alle drei Bündel inserieren gemeinsam an der mächtigen Adduktorsehne. Die Adduktorsehne stülpt sich von der medialen Basis der Mandibel in das Kopflumen vor. Der *M. craniomandibularis int.* ist ein kräftiger Adduktor der Mandibel.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor mandibulae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. adductor mandibulae*; — EVANS (*Nebria brevicollis*): adductor muscle of mandible; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 21.



13



14

Abb. 13–14. *N. laevis*, Kopf. — 13. Mandibel, a) linke Mandibel von ventral, b) rechte Mandibel von dorsal; — 14. Maxillen, a) linke Maxille von dorsal, Muskulatur durchscheinend gezeichnet, b) dieselbe Maxille von ventral.

M. craniomandibularis externus (12.):

Dieser lange Muskel entspringt weit hinten von der lateroventralen Kopfkapsel und vom ventralen Teil der Occipitalleiste, ventral des *M. craniomandibularis int.* (11.). Er inseriert mittels der dünnen Abduktorsehne lateroventral an der Mandibelbasis. Als Abduktor öffnet der *M. craniomandibularis ext.* die Mandibel.

BAUER (*Dyt.*): *M. extensor mandibulae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. abductor mandibulae*; — EVANS (*Nebr.*): *mandibular abductor*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 23.

M. hypopharyngo-mandibularis (13.):

Fehlt bei *N. laevis*. — BAUER (*Dyt.*): —; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. tentoriomandibularis*; — EVANS (*Nebr.*): —; — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): *M. tentoriomandibularis*; — MATSUDA: 26.

3.5. Maxille

3.5.1. Allgemeines (Abb. 4, 14, 18)

Die Maxillen (Mx) liegen den Mandibeln ventral unmittelbar an. Sie gliedern sich in Cardo (C), Stipes (Basistipes und Mediotipes; Bst, Mst), Lacinia (Lc), Galea (Ga) und Palpifer (Pf) mit dem Palpus maxillaris (Pmx).

Der proximale Teil des Cardo ragt etwas in das Kopflumen. Ein kräftiger Querfortsatz an der Basis des Cardo bildet mit der Hypostomalleiste das sattelförmige Maxillengelenk (Abb. 18).

Der Stipes gliedert sich in den kleineren dreieckigen Basistipes und den größeren Mediotipes (WILLIAMS, 1938: Bst, Mst; Abb. 14). Lateral trägt der Basistipes zwei lange Setae. Distal geht der Mediotipes ohne deutliche Grenze in die langgezogene, spitze Lacinia (Lc; Abb. 14) über. Die Lacinia zeigt unterhalb der Spitze an der Innenseite eine sockelförmige Vorbuchtung, auf der zwei kräftige Dorne stehen. Weiter proximal folgt eine Reihe schwächerer, jedoch längerer Dorne. Cardo und Stipes sind membranös miteinander verbunden.

Die Galea liegt in einer Rinne an der Außenseite der Lacinia (Ga; Abb. 14b). Die dorsale Kante der Rinne überdacht die Galea. Der distale Teil der Galea, die Distigalea (WILLIAMS, 1938), ist eineinhalb mal so lang wie die proximale Basigalea. Ein membranöser Bereich trennt die beiden Anteile. Die Spitze der Distigalea weist zwei kleine Setae auf. Die Basigalea geht ohne deutliche Grenze in die Lacinia über. Die Übergangsstelle ist lediglich etwas schwächer sklerotisiert.

Auf der Dorsalseite ist der Palpifer zwischen Basistipes und Mediotipes eingeschoben (Pf; Abb. 14). Er ist membranös mit dem Stipes verbunden. Distal wird der Palpifer zur Hälfte vom Mediotipes überdeckt (Abb. 14b). An den walzenförmigen Palpifer schließen die vier freien Palpomeren an. Das erste Palpomer trägt eine, die Palpomere zwei und drei tragen je zwei lange Setae. Das letzte Palpenglied zeigt an der Spitze zwei kleinere, runde Sinnesfelder.

3.5.2. Muskulatur (Abb. 18)

M. craniocardinalis externus (15.):

Der flache Muskel entspringt ventral von der hinteren Kopfkapsel, lateral des *M. craniolacinalis* (19.). Er inseriert lateral am Querfortsatz des Cardo. Der *M. craniocardinalis ext.* streckt den Cardo.

BAUER (*Dyt.*): *M. extensor maxillae*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. extensor cardinis*; — EVANS (*Nebr.*): *abductor muscle of the cardo*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 1.

M. tentoriocardinalis (17.):

Die unterschiedlich langen Fasern dieses Muskels entspringen von der lateralen Fläche der Gularleiste und inserieren medial am Querfortsatz des Cardo. Der *M. tentoriocardinalis* ist Antagonist zum vorhergehenden Muskel und beugt den Cardo.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor maxillae posterior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. flexor cardinis*; — EVANS (*Nebr.*): *adductor muscle of the cardo*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 3.

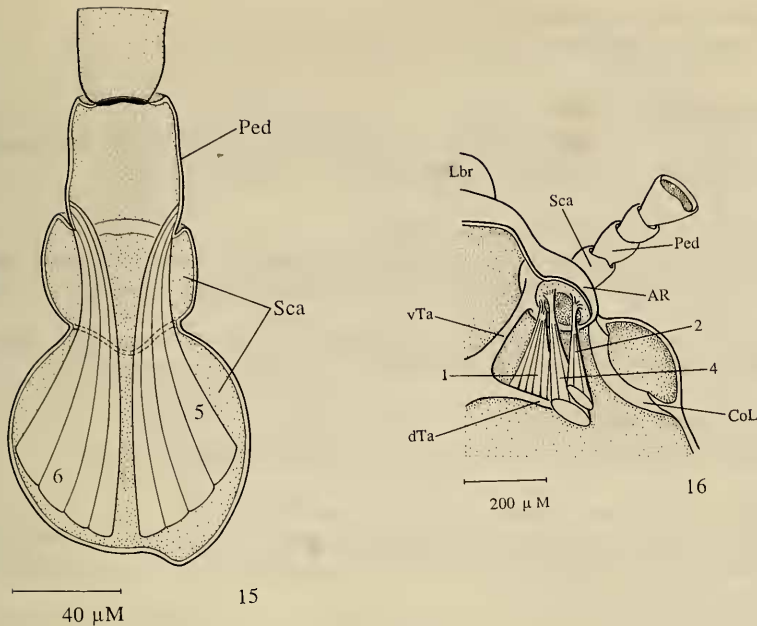


Abb. 15–16. *N. laevis*, Kopf. — 15. Medianschnitt durch die Antennenbasis, Antennenmuskulatur; — 16. Einlenkung der Antenne in die Kopfkapselwand; rechte Kapselwand, Muskulatur; Einsicht von dorsal.

M. tentoriostipitalis (18.a, b):

Der kürzere Teil (a) des zweiteiligen Muskels entspringt von der ventralen Fläche des Tentorialapodem (lt). Der längere Teil (b) entspringt hinten von der Gula, kurz vor dem Foramen occipitale. Beide Teile inserieren am medialen Basalrand des Stipes und der sich daran anschließenden Membran. Zusammen wirken sie als Retraktor des Stipes; der *M. tentoriostipitalis* a bewirkt durch seine mediadorsale Zugrichtung zusätzlich eine leichte Anhebung.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor maxillae anterior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. retractor stipitis*; — EVANS (*Nebr.*): 18a.: adductor muscle of the stipes; 18b.: retractor muscle of the stipes; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 4.

M. craniolacinalis (19.):

Ein langer, schlanker Muskel, der an der Hinterwand der ventralen Kopfkapsel zwischen dem *M. craniocardinalis* ext. (15.) und dem *M. tentoriocardinalis* (17.) entspringt. Er inseriert mittels einer schmalen Sehne mediobasal am Innenrand des Mediostipes. Er verläuft dorsal des *M. craniocardinalis* ext. (15.), den er überkreuzt. Der *M. craniolacinalis* adduziert die Maxille.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor maxillae superior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. retractor laciniae*; — EVANS (*Nebr.*): cranial flexor muscle of the lacinia; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 5.

M. stipitolacinalis (20.):

Fehlt bei *N. laevis*. — BAUER (*Dyt.*): *M. flexor lobi externi*; — HONOMICHL (*Gyr.*): —; — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): —; — MATSUDA: 6.

M. stipitogalealis (21.):

Fehlt bei *N. laevis*. — BAUER (*Dyt.*): *M. extensor lobi externi*; — HONOMICHL (*Gyr.*): —; — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 7.

M. stipitopalpalis externus (22.):

Fehlt bei *N. laevis* und allen bisher untersuchten Adephaga.

M. stipitopalpalis internus (23.):

Fehlt bei *N. laevis*. — BAUER (*Dyt.*): —; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. depressor palpi*; — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 10.

M. palpopalpalis maxillae primus (24.):

Der an der Basis der Palpifer entspringende Muskel inseriert am lateralen Basalrand des ersten freien Gliedes des Palpus maxillaris. Er streckt das erste Palpenglied und damit den Palus maxillaris.

BAUER (*Dyt.*): *M. extensor palpi maxillaris*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. extensor secundi articuli palpi*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

M. palpopalpalis secundus (25.):

Fehlt bei *N. laevis* und allen bisher untersuchten Adephaga.

M. palpopalpalis tertius (26.):

Dieser kleine Muskel entspringt vom Basalteil der lateralen Wand des zweiten Palpengliedes. Er inseriert am medialen Basalrand des darauffolgenden Gliedes. Der *M. palpopalpalis tert.* ist ein Flexor des dritten Palpomer.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor articuli palpi maxillaris*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. flexor quarti articuli palpi*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

M. palpopalpalis quartus (27.):

Entspringt vom Basalteil der lateralen Wand des dritten Palpengliedes. Er inseriert am medialen Basalrand des letzten Palpomer. Flexor des letzten Palpengliedes.

BAUER (*Dyt.*): *M. flexor articuli palpi maxillaris*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. flexor quinti articuli palpi*; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

3.6. Labium

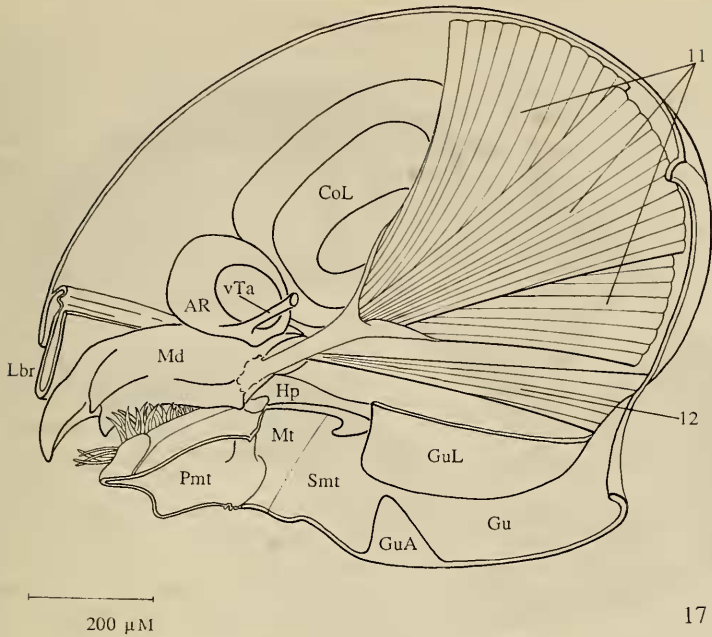
3.6.1. Allgemeines (Abb. 4, 6, 11, 12, 18)

Das Labium besteht aus Submentum (Smt), Mentum (Mt), sowie dem Praementum (Pmt) mit Palpiger (Pg) und Palpus labialis (Plb).

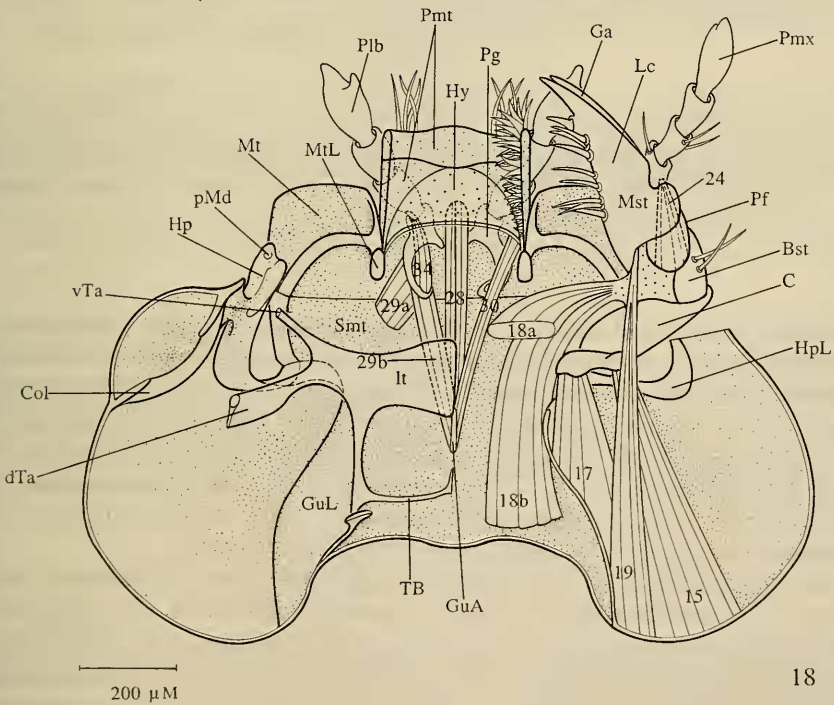
Das Submentum ist fest in die Kopfkapsel integriert und caudal nicht gegen die Gula abgegrenzt. Lateral ist es durch die Hypostomalleiste von der seitlichen Kopfkapselwand getrennt und an der medialen Wand der Maxillengrube beteiligt. Eine schmale Gelenkmembran verbindet cranial das Submentum mit dem Mentum. Anterolateral trägt das Submentum zwei lange, dünne Setae (Abb. 4, 11).

Das flache Mentum ist am Vorderrand leistenartig verstärkt. Zwei abgerundete seitliche Loben begrenzen eine mediane Einbuchtung, in der das Praementum liegt. Die Mitte der Einbuchtung ist vorgezogen und an ihrer Spitze eingekerbt (Abb. 4, 11). Beiderseits der Einbuchtung erstrecken sich nach dorsal zwei hohe Mentalleisten (MtL; Abb. 6, 12, 18). Sie stehen dorsal mit dem Suspensorium (Abschnitt 3.7.) in Verbindung. Seitlich der beiden Mentalleisten bildet die Dorsalseite des Mentum einen niedrigen Wulst (Abb. 6), an dem die Membran zwischen Mentum und Maxille ansetzt. Auf der ventralen Fläche des Mentum findet sich eine Anzahl verstreuter Setae (Abb. 4, 11).

Eine breite Membran verbindet das viereckige Praementum mit dem Mentum. Der Vorderrand des Praementum ist nach caudal umgeschlagen (Abb. 6). An den



17



18

Abb. 17-18. *N. laevis*, Kopf. - 17. Medianansicht, Mandibelmuskulatur; - 18. Horizontalschnitt, Ventraleinsicht, Labial- und Maxillenmuskulatur; rechte Körperseite: Gularleiste und Hypostoma abgeschnitten, Maxille leicht abduziert; M. palpopalpalis max. prim. (24) und Übergang der Gularleiste in die Hypostomalleiste durchscheinend gezeichnet.

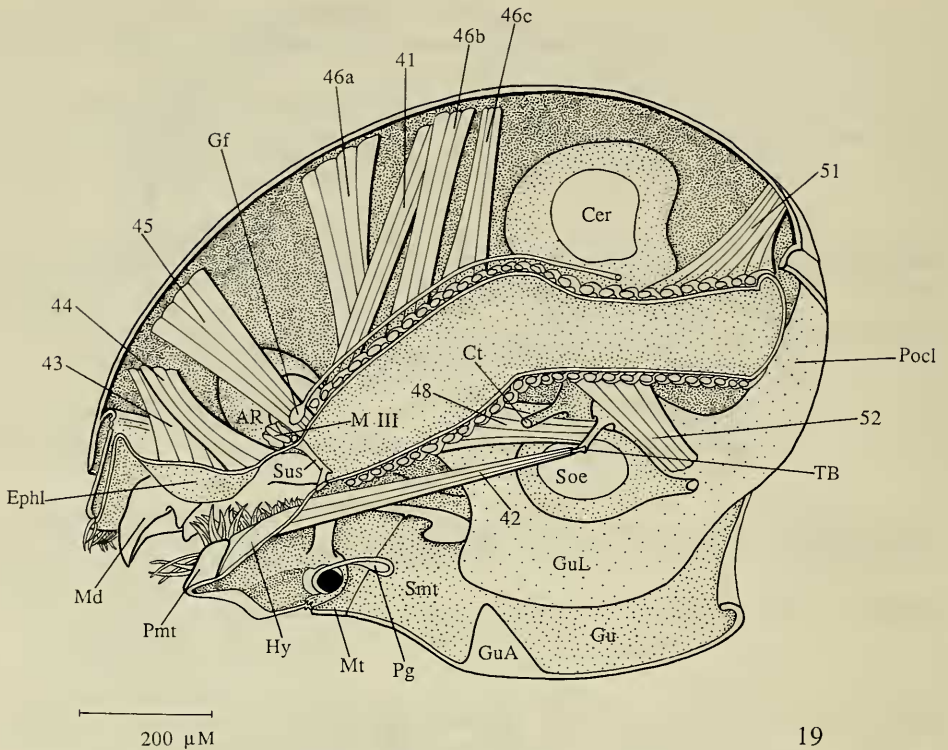


Abb. 19. *N. laevis*, Kopfmuskulatur; Innenansicht, Medianschnitt; Maxille abpräpariert, Ringmuskulatur des Pharynx angeschnitten. Vom Ganglion frontale zieht der N. recurrens nach hinten.

abgerundeten Ecken sind jeweils vier oder fünf mittellange Setae vorhanden. Die schwächer sklerotisierte dorsale Wand ist median elliptisch eingeschnitten und geht allmählich in den schwach ausgeprägten Hypopharynx über (siehe unten). Seitlich begrenzt ein Kamm stark abgeflachter, borstenförmiger Trichome die dorsale Fläche des Praementum (Abb. 6, 12, 18). Die dicht stehenden Trichome entspringen von einer seitlichen Duplikatur des Praementum (Tri; Abb. 6). Zwischen den Palpi labiales bildet die ventrale Wand eine sklerotisierte Falte. An der Vorderkante des Praementum stehen auf jeder Seite drei mittelkräftige Borsten.

An der Basis des Praementum liegt der Palpiger mit dem dreigliedrigen Palpus labialis. Er ist membranös mit dem Praementum verbunden. Der Palpiger entsendet eine hakenförmige Apophyse in das Kopflumen (Abb. 6, 12, 18). Die ersten zwei Palpenglieder sind annähernd gleich groß. Das distale Palpomere ist langgezogen und deutlich apicalwärts verbreitert. An der Spitze liegt wie bei allen untersuchten Vertretern der Noteridae ein Sinnesfeld. Bei den untersuchten Arten der Gattung *Noterus* ist es klein und oval. Dorsal ist ein kleiner Höcker ausgebildet, der ein zweites kleines, rundes Sinnesfeld trägt (Abb. 4, 6). Lateral und medial sind am distalen Palpomere vereinzelt ganz feine Borsten zu sehen. Das zweite Palpomere zeigt dorsal vier bis fünf mittellange Borsten.

3.6.2. Muskulatur (Abb. 18)

M. submentopraementalis (28.):

Das unpaar erscheinende Muskelpaar entspringt basal vom Gularapodem, ventral des *M. tentoriopraementalis inf. b* (29.b). Das Muskelpaar inseriert gemeinsam ventromedian am Praementum. Der *M. submentopraementalis* zieht das Praementum zurück.

BAUER (*Dyt.*): *M. levator labii*; — HONOMICHL (*Gyr.*): Laut HONOMICHL bei *Gyrinus* nicht vorhanden. Jedoch entspricht der als *M. retractor et depressor praementi* bezeichnete Muskel bei *Gyrinus* (HONOMICHL) dem *M. submentopraementalis* (cf. BEUTEL, 1986). — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — DORSEY: 22, muscle of the prementum; — MATSUDA: 34.

M. tentoriopraementalis inferior (29.a, b):

Der Teil a entspringt paramedian am Submentum, unmittelbar vor der Grenze zum Mentum. Er inseriert lateral an der hakenförmigen Apophyse des Palpiger. Der Teil b entspringt lateral vom Gularapodem, zwischen *M. submentopraementalis* (28.) und *M. tentoriopraementalis sup.* (30.). Er inseriert caudal an der Apophyse des Palpiger, dorsal von Teil a. Die Muskeln retrahieren zusammen das Praementum. Das einzelne Paar bewegt zusätzlich den Palpus labialis.

BAUER (*Dyt.*): *M. levator glossae externus* entspricht dem *M. tentoriopraementalis inf. a*; *M. depressor glossae* entspricht dem *M. tentoriopraementalis inf. b*. — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. retractor et depressor glossae*; von HONOMICHL fälschlicherweise mit dem *M. tentoriopraementalis inf. homologisiert*. Der *M. retractor et levator praementi* von *Gyrinus* entspricht dem *M. tentoriopraementalis inf. b*, Teil a ist reduziert (cf. BEUTEL, 1986). — DORSEY: 21, 21A, ventral muscle of the labium; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): -; — MATSUDA: 35.

M. tentoriopraementalis superior (30.):

Entspringt paarig dorsolateral am Gularapodem, dorsal des *M. tentoriopraementalis inf. b* (29.b). Er inseriert am dorsolateralen Hinterrand des Praementum. Der *M. tentoriopraementalis sup.* wirkt wie der vorhergehende Muskel als Retractor des Praementum, außerdem als Levator.

BAUER (*Dyt.*): *M. levator glossae internus*; — HONOMICHL (*Gyr.*): -; — DORSEY: 20, dorsal muscle of the labium; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): -; — MATSUDA: 36.

M. praementopalpalis externus (34.):

Der einzige Muskel des Palpus labialis entspringt an der Innenfläche der Apophyse des Palpiger und setzt an der ventralen Basis des ersten freien Palpengliedes an. Der *M. praementopalpalis ext.* bewegt den Palpus labialis.

BAUER (*Dyt.*): *M. extensor palpi labialis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. extensor palpi labialis*; — DORSEY: 24, levator muscle of the labial palpus; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 45.

3.7. Hypopharynx und Suspensorium

3.7.1. Allgemeines (Abb. 9, 18, 19)

Der schwach ausgeprägte Hypopharynx (Hy) ist nur undeutlich gegen die dorsale Wand des Praementum abgegrenzt. Der Hypopharynx ist leicht in die Praeoralhöhle vorgewölbt. Er wird durch den ventralen Querbalken des Suspensorium (Sus; Abb. 19) gegen den Vorderpharynx abgegrenzt. Lateral entsendet der ventrale Querbalken des Suspensorium zur Festigung der seitlichen Praepharynxwand den dorsalwärts gerichteten lateralen Suspensorialarm (vQ, lQ; Abb. 9). In der Mitte des lateralen Suspensorialarmes ist ein nach caudal gerichteter Fortsatz ausgebildet, an dem der *M. frontohypopharyngealis* (41.) inseriert. Dorsal ist das Suspensorium auf jeder

Seite durch kurze Chitinspangen mit den Tormae des Labrum verbunden. An der Oberfläche des Hypopharynx sind keine Borsten zu erkennen.

3.7.2. Muskulatur (Abb. 19)

M. frontohypopharyngalis (41.):

Ein langer, schmaler Muskel, der hinten am Vertex nahe der Medianlinie entspringt und am Fortsatz des lateralen Suspensorialarmes inseriert. Er entspricht dem von SNODGRASS (1935) als *M. retractor anguli oris* bezeichneten Muskel, der die Grenze zur Mundöffnung markiert. Der *M. frontohypopharyngalis* hebt das Suspensorium und wirkt somit als Heber des Mundbodens.

BAUER (*Dyt.*): Der von BAUER irrtümlicherweise als *M. levator labri* bezeichnete Muskel entspricht dem *M. frontohypopharyngalis* (BEUTEL, 1986). — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. retractor angulorum oris*; — DORSEY: 10, muscle of the hypopharyngeal bar Y; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 74.

M. tentoriohypopharyngalis (42.):

Das median verlaufende, unpaarig erscheinende Muskelpaar entspringt vom medianen Fortsatz der Tentorialbrücke und inseriert fächerförmig kurz vor dem Suspensorium an der ventralen Wand des Praepharynx. Der *M. tentoriohypopharyngalis* zieht den Hypopharynx und das Praementum zurück.

BAUER (*Dyt.*): *M. tentorio-pharyngealis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. depressor hypopharyngis*; — DORSEY: 19, muscle of the hypopharynx; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 78.

3.8. Epipharynx und Cibarium

3.8.1. Allgemeines (Abb. 7, 8, 19)

Dem schwach ausgeprägten Hypopharynx dorsal gegenüber bildet der Epipharynx ein Paar membranöse Epipharyngealloben aus (EphL). Sie ragen in die Praeoralhöhle (Cibarium) und liegen bei geschlossenen Mandibeln diesem dorsal auf. Die Epipharyngealloben sind an der Spitze und seitlich mit dicht stehenden, abgeflachten Trichomen versehen. Die Trichome umgeben halbkreisförmig eine Erhebung, die mit Sinneszellen besetzt ist (Abb. 8). Lateral wird der Epipharynx durch kurze Chitinleisten zwischen Suspensorium und Labrum verstärkt.

3.8.2. Muskulatur (Abb. 19)

Mm. compressores epipharyngis (M III):

Die Fasern der drei Epipharyngealkompressoren ziehen vor dem Ganglion frontale von einer seitlichen Falte der Epipharyngealmenbran zur entsprechenden Falte auf der Gegenseite. Der dreiteilige Transversalmuskel verbindet die oberen Epipharyngealregionen miteinander. Bei Kontraktion drücken die *Mm. compressores epipharyngis* das Dach des Cibarium gegen das Suspensorium.

RUNGIUS (*Dyt.*): *Mm. compressores pharyngis* (vorderer Teil). — HONOMICHL (*Gyr.*): *Mm. compressores epipharyngis a, b, c*. — DORSEY: 12, compressor muscle group of the cibarium.

M. clypeopalatalis (43.):

Dieser Muskel entspringt nahe der Medianlinie von der Clypealregion. Am Ursprung sind seine Fasern dichter gedrängt; er setzt aufgefächert an der Wand des Epipharyngeallobus an. Der *M. clypeopalatalis* hebt die Epipharyngealloben und wirkt somit als Dilator des Cibarium.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis I; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. levatores lobi epipharyngealis a, b, c, d; — DORSEY: 5, 6, dorsal dilator muscles of the cibarium; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 81.

M. clypeobuccalis (44.):

Entspringt ebenfalls von der Clypealregion, jedoch leistenförmig, caudal des *M. clypeopalatalis* (43.). Er zieht nach hinten und inseriert hinter den Epipharyngealloben am Epipharynx. Der *M. clypeobuccalis* erweitert das Cibarium.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis II; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. lobi pharyngalis anteriores; — DORSEY: 7, dorsal dilator muscle of the cibarium; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 82.

3.9. Pharynx

3.9.1. Allgemeines (Abb. 19)

Der Vorderpharynx steigt zunächst schräg an und geht kurz vor dem Übergang in den Hinterpharynx in eine horizontale Lage über, die auch dem Verlauf des Hinterpharynx entspricht. Strukturell ist kein Unterschied zwischen Vorder- und Hinterpharynx erkennbar. Beide Regionen können lediglich durch die Lage des Cerebralganglion, beziehungsweise durch ihnen zugeordnete Muskeln, abgegrenzt werden. In der Region des Hinterhauptsloches, am Übergang zum Ösophagus, ist eine leichte Einschnürung zu erkennen.

3.9.2. Muskulatur (Abb. 19)

Hinter dem Suspensorium verlaufen auf der Dorsalseite des Vorderpharynx zwei sich überkreuzende Muskelzüge. Caudal von den sich überkreuzenden Muskelzügen ist der Pharynx von einem dichten Ringmuskelsystem in sich geschlossener Muskelbündel umgeben. Unter der Ringmuskulatur befinden sich vor allem dorsal und lateral einzelne Längsmuskelfasern. Diese dichte Ringmuskulatur in sich geschlossener Muskelbündel verleiht dem Vorder- und Hinterpharynx ein im Querschnitt rundliches bis zuweilen ovales Lumen.

M. frontobuccalis anterior (45.):

Der nach hinten ziehende Muskel entspringt beiderseits der Medianlinie von der vorderen Frontalregion. Er inseriert dorsal am Vorderpharynx zwischen den sich kreuzenden Pharyngealkompressoren dicht hinter dem Suspensorium. Einzelne Fasern entspringen vom Antennenring und inserieren lateral hinter dem Suspensorium und am Fortsatz des lateralen Suspensorialarmes. Diese separat verlaufenden Faserbündel sind nicht dem *M. frontobuccalis lateralis* (47.) homolog. Der *M. frontobuccalis ant.* ist ein Dilator des Vorderpharynx.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis III; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. levatores lobi pharyngalis medialis; — DORSEY: 9, dorsal dilator muscle of the anterior region of the pharynx; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 83.

M. frontobuccalis posterior (46.a, b, c):

Die Bündel des dreiteiligen Muskels entspringen beiderseits der Medianlinie von der dorsalen Kopfkapsel. Der *M. frontobuccalis post. a* inseriert dorsolateral hinter dem Suspensorium, die Teile b und c hintereinander dorsal am Vorderpharynx. Der *M. frontobuccalis post. c* verläuft kurz vor dem Cerebralganglion. Die drei Anteile des Muskels bewirken eine starke Erweiterung des Vorderpharynx.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis IV; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator lobi pharyngalis posterior*; — DORSEY: 11, dorsal dilator muscle of the pharynx; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 84 oder 85.

M. tentoriobuccalis anterior (48.):

Der flächige Muskel entspringt vom lateralen Arm der Tentorialbrücke. Er setzt ventral zwi-

schen der Ringmuskulatur des hinteren Vorderpharynx an. Das Muskelpaar verläuft zwischen der Commissura tritocerebralis und dem Ganglion suboesophageale. Der *M. tentoriobuccalis* ant. erweitert den vorderen Pharynx im ventralen Bereich.

RUNGIUS (*Dyt.*): *M. dilatator tentoriopharyngealis posterior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): —; — DORSEY: —; — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): —; — MATSUDA: 88.

M. verticopharyngalis (51.):

Ein postcerebraler Muskel, der weit hinten von der dorsalen Kopfkapselwand entspringt. Er setzt fächerförmig am Hinterpharynx an. Der *M. verticopharyngalis* dehnt den Hinterpharynx im dorsalen Bereich.

RUNGIUS (*Dyt.*): *Mm. dilatatores pharyngis V*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. dilatator postpharyngis dorsalis*; — DORSEY: 31, lateral dilator muscle of the pharynx; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 86.

M. tentoriopharyngalis (52.):

Dieser Muskel entspringt von der hinteren medialen Fläche der Gularleiste. Er setzt fächerförmig am ventralen Hinterpharynx an. Der postcerebrale Muskel dehnt den Hinterpharynx im ventralen Bereich.

RUNGIUS (*Dyt.*): *M. tentoriopharyngealis posterior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. dilatator postpharyngalis ventralis*; — DORSEY: 30, ventral dilator muscle of the pharynx; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: 89 oder 90.

3.10. Hinterhaupt, Halsregion und kopfbewegende Muskulatur

3.10.1. Allgemeines (Abb. 20, 21)

Das Foramen occipitale zeigt die Form eines quer liegenden Ovals, das dorsal und seitlich durch die Postoccipitalleiste (PocL; Abb. 21) eingeengt wird. Dorsal, beiderseits der Medianlinie, weist die Postoccipitalleiste zwei kleine Sehnenplatten auf. Nach ventral geht die Postoccipitalleiste in die Gularleiste über. Eine weite Cervicalmembran verbindet den Kopf mit dem Prothorax. Es sind keine Cervicalia vorhanden.

3.10.2. Muskulatur (Abb. 20, 21)

M. praephragmapostoccipitalis medialis (55.):

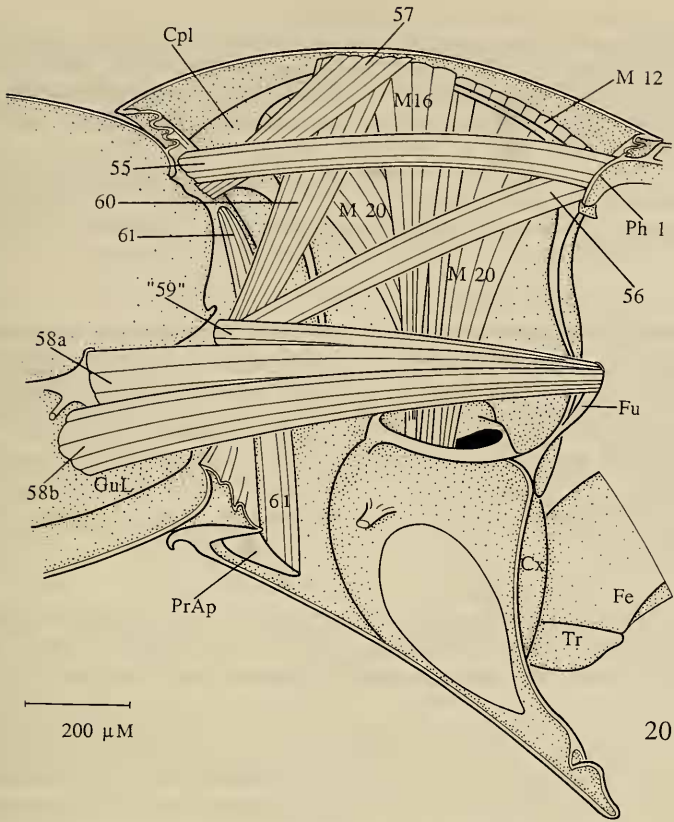
Der horizontal verlaufende Muskel entspringt vom Prophragma und inseriert dorsal an der Sehnenplatte der Postoccipitalleiste. Gleichzeitige Kontraktion der Muskeln beider Körperseiten bewirken eine Hebung des Kopfes; bei einseitiger Kontraktion wird der Kopf zur entsprechenden Seite hin bewegt.

BAUER (*Dyt.*): *M. levator capitis horizontalis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator capitis horizontalis*; — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priacma serrata*): 1; — LARSÉN: M 2, bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: op-t 3.

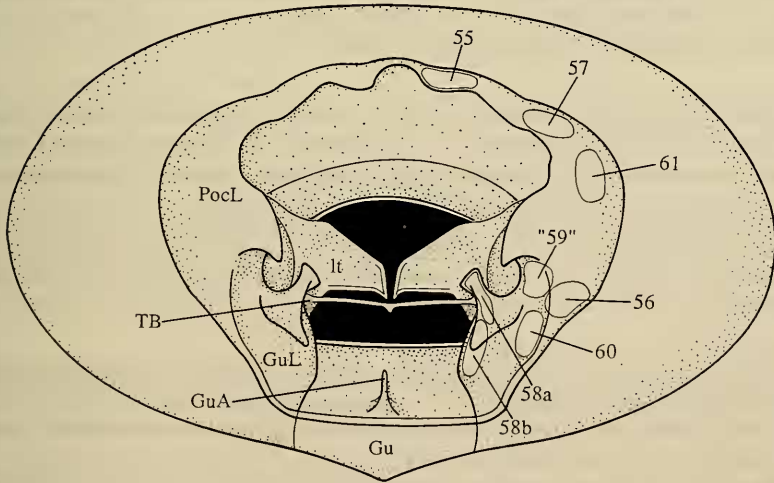
M. praephragmapostoccipitalis lateralis (56.):

Der Ursprung des diagonal verlaufenden Muskel liegt ebenfalls am Prophragma, lateral des *M. praephragmapostoccipitalis med.* (55.). Er inseriert lateral an der Übergangsstelle von der Postoccipitalleiste zur Gularleiste. Bei gleichzeitiger Kontraktion senken die *Mm. praephragmapostoccipitalis lat.* den Kopf; bei einseitiger Kontraktion wird der Kopf in die entsprechende Richtung gedreht.

BAUER (*Dyt.*): *M. depressor capitis obliquus*; — HONOMICHL (*Gyr.*): —; — HENRY (*Harp.*): —; — BAEHR (*Priac.*): —; — LARSÉN: M 8, fehlt bei den Cicindelidae, *Broscus*, *Ilybius* und den Gyrinidae. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): —; — MATSUDA: t-s (cr) 9.



20



21

Abb. 20–21. *N. laevis*, kopfbewegende Muskulatur. – 20. Medianschnitt durch das Hinterhaupt und den Prothorax; – 21. Hinterhaupt, Hinteransicht; Mundwerkzeuge abpräpariert; Ansatz der kopfbewegenden Muskulatur.

M. pronotopostoccipitalis medialis (57.):

Dieser kurze Halsmuskel entspringt am vorderen Bereich des Pronotum nahe der Medianlinie, medial des *M. pronotocervicalis* (60.). Er inseriert dorsolateral an der Postoccipitalleiste, dorsal des *M. cervicopostoccipitalis* (61.). Bei beidseitiger Kontraktion wirken die *Mm. pronotopostoccipitalis med.* als Depressoren, bei einseitiger Kontraktion als Rotatoren des Kopfes.

BAUER (*Dyt.*): *M. depressor capitis verticalis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. rotator capitis superior*; — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priac.*): 6; — LARSÉN: M 1, fehlt bei *Aulonogyrus*, *Gyretes* und entgegen den Angaben von HONOMICHL (1975) bei *Gyrinus*. — BEUTEL (*Hygr.*): (60.); — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-cv 2.

M. profurcatentorialis (58.a, b):

Beide Anteile des Muskelpaares entspringen von der Profurca; Teil a entspringt mittels einer kurzen Sehne und zieht zur Sehnenplatte der Gularleiste. Teil b ist etwas länger und inseriert entsprechend etwas weiter vorn unterhalb von Teil a an der Gularleiste. Beidseitige Kontraktion bewirkt eine Senkung des Kopfes. Zusammen mit dem *M. praephragmapostoccipitalis* (55.) zieht der *M. profurcatentorialis* den Kopf in den Prothorax zurück.

BAUER (*Dyt.*): *M. depressor capitis horizontalis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. depressor capitis major*; — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priac.*): 5; — LARSÉN: M 5, bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s 1, 2.

M. profurcacervicalis („59“):

Entspringt lateral des *M. profurcatentorialis* (58.) an der Profurca und setzt lateroventral an der Postoccipitalleiste an, medial des *M. praephragmapostoccipitalis lat.* (56.). Der *M. profurcacervicalis* ist nicht dem *M. profurcacervicalis cruciatus* von v. KÉLER (1955) homolog (cf. BEUTEL, 1986). Nach CHADWIK (1959) und KRISTENSEN (1975) ist der *M. profurcacervicalis cruciatus* (59.) bei den Coleoptera reduziert. Wie der vorhergehende Muskel bewirkt der *M. profurcacervicalis*, daß der Kopf gesenkt oder in den Prothorax zurückgezogen wird.

BAUER (*Dyt.*): *M. rotator capitis inferior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): Nach BEUTEL (1986) ist der *M. profurcacervicalis* dem M II von *Gyrinus substriatus* homolog. — HENRY (*Harp.*): ?; — BAEHR (*Priac.*): 8; — LARSÉN: M 6, bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: cv-s 1. Der *M. profurcacervicalis cruciatus* entspricht dem cv-s 2(x).

M. pronotocervicalis (60.):

Dieser Muskel entspringt in der vorderen Pronotumhälfte, lateral des *M. pronotopostoccipitalis med.* (57.). Kurz vor seiner Insertion, lateroventral an der Postoccipitalleiste, kreuzt er den *M. cervicopostoccipitalis* (61.). Bei einseitiger Kontraktion wirkt der *M. pronotocervicalis* als Rotator des Kopfes, bei gleichzeitiger Kontraktion als Levator.

BAUER (*Dyt.*): *M. rotator capitis superior*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. depressor et rotator capitis verticalis*. — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priac.*): 2; — LARSÉN: M 7, bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): (57.); — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: op-t 2.

M. cervicopostoccipitalis (61.):

Der kräftige Muskel entspringt am Apodem des Prosternum (PrAp). Er inseriert dorsolateral an der Postoccipitalleiste, unterhalb des *M. pronotopostoccipitalis med.* (57.). Bei beidseitiger Kontraktion wirken die *Mm. cervicopostoccipitalis* als Levatoren des Kopfes; bei einseitiger Kontraktion wirkt er als Rotator.

BAUER (*Dyt.*): *M. levator capitis verticalis*; — HONOMICHL (*Gyr.*): *M. levator et rotator capitis verticalis*; — HENRY (*Harp.*): ?; — BAEHR (*Priac.*): 9; — LARSÉN: M 10, bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: op-s 1 oder op-p 3.

4. Thorax

Die Muskeln des Thorax werden gemäß der Nomenklatur von LARSÉN (1966) benannt und mit denjenigen der von LARSÉN untersuchten Adephaga verglichen. Des weiteren werden vergleichend die Arbeiten von TIETZE (1963), MATSUDA (1970), BAEHR (1975, 1979), BELKACEME (1986), BEUTEL & BELKACEME (1986), BEUTEL (1986, 1988, 1989b, 1990a, b) miteinbezogen.

4.1. Prothorax

4.1.1. Skelet (Abb. 2, 3, 22, 23, 24, 25, 26, 29)

Der Prothorax ist allseitig kräftig sklerotisiert und stark in sich gefestigt. Äußerlich weist er keine sichtbaren Membranen auf. Hinten schließt er dicht an den Pterothorax an. Posteromedian überragt das Pronotum in einem stumpfen Winkel das Mesoscutum und den vorderen Rand des Mesoscutellum. Seitlich wird noch ein Stück des dorsalen Mesepimerum überdeckt. An das Pronotum schließen dicht die Elytren an.

Das Pronotum ist doppelt so breit wie lang. Es zeigt einen annähernd fünfeckigen Grundriß (Abb. 26). Die Vorderecken umfassen seitlich das Hinterhaupt. Diese Ecken weisen jeweils eine lange, nach vorn gerichtete Seta auf. Dorsal, hinter dem Vorderrand, ist ein Saum feiner, nach hinten gerichteter Setae zu erkennen (Abb. 2). Lateral ist das Pronotum bis an die Notopleuralnaht (Npl) eingeschlagen. Die Seitenteile des Pronotum, die prothorakalen Epipleuren (LARSÉN, 1966; Epl), verbreiten sich nach hinten zu (Abb. 26).

Ein breiter vorderer Kragen und ein schmalerer hinterer Kragen (BAEHR, 1979; vKr, hKr; Abb. 23, 24, 26) stellen die Verbindung zum Kopf und zum Mesothorax her. Die äußere und die innere Lamelle der dorsalen Anteile des vorderen und hinteren Kragens sind miteinander verwachsen. Die äußere Kante des vorderen Kragens ist ventral mit einem Saum mittellanger, feiner Sinneshaare (SH; Abb. 2, 4, 22) versehen. Am inneren Rand des vorderen und des hinteren Kragens setzt die Cervical- und die Intersegmentalmembran an.

Ventral von der Notopleuralnaht wird die Seitenwand des Prothorax von pleuralen Elementen (Pl; Abb. 22, 23) gebildet. Es sind keine Nähte zu erkennen. Da die Pleuralnaht nicht persistiert, können die episternalen und die epimeralen Teile der Pleura nicht voneinander getrennt werden. Bei der „Pleura“ des Prothorax handelt es sich demzufolge um ein Verschmelzungsprodukt aus episternalen Anteilen und dem Epimerum. Zu dieser Auffassung gelangen auch HLAVAC (1971, 1975) und BAEHR (1975, 1979). Der Einfachheit halber wird dieses Sklerit weiterhin als Pleura bezeichnet.

Entlang der Notopleuralnaht schiebt sich die Pleura unter das Notum und bildet die Cryptopleura (Cpl; Abb. 22, 23, 25). Entgegen den Ausführungen von BAEHR (1979; cf. S. 40) ist die Cryptopleura cranial wesentlich breiter als caudal (Abb. 25, 26). Ventral überlappt die Pleura als Lamelle die Coxa. Wie bei *Calosoma* (BAEHR, 1979) findet sich an der Innenseite der Pleurallamelle (PlLa; Abb. 23) eine halbkreisförmige, ventrad gerichtete Ausstülpung, die den dorsalen Teil des pleuralen Coxalgelenkes bildet.

Der sehr kleine, von außen nicht sichtbare Trochantinus (Tn; Abb. 29) liegt vor dem dorsalen Gelenkfortsatz der Coxa. Der Dorsalrand des Trochantinus ist leicht eingesattelt. Die ventrale Seite, die dem Coxalrand aufliegt, ist eingerollt, so daß

dieser im Querschnitt halbkreisförmig erscheint. Einerseits artikuliert der Trochantinus mit der medialen Basis des Coxalfortsatzes (posterior; Abb. 29a), andererseits bildet sein dorsaler Rand zusammen mit dem Coxalfortsatz als funktionelle Einheit das pleurale Coxalgelenk. Das Widerlager des Gelenkes liefert der oben erwähnte Wulst an der Innenseite der Pleurallamelle.

Problematisch ist die Deutung des einheitlichen ventralen Sklerites des Prothorax. Nach MATSUDA (cf. Subcoxaltheorie; 1970) und BAEHR (1979) handelt es sich um ein Verschmelzungsprodukt aus anapleuralen (Praeepisternum, Anepisternum) und echten sternalen Teilen (Basisternum, Furcasternum). Das im folgenden der Einfachheit halber Sternum (Pleurosternum, St; BAEHR, 1979) genannte ventrale Sklerit reicht vorn an das Pronotum und ist durch die Pleurosternalnaht (Plst), in welche vermutlich cranial die Paracoxalnaht eingegangen ist, von der Pleura abgegrenzt (Abb. 22, 23, 24).

Median ist das Prosternum von *N. laevis* gekielt und cranial mit einem kleinen, nach hinten gebogenen Häkchen versehen (Abb. 3, 22). Beiderseits der Mittellinie weist der ventrale Teil des vorderen Kragens im Inneren ein caudalwärts gerichtetes Apodem (PrAp; Abb. 23) auf. Zwischen den Coxae bildet das Sternum die medialen Wände der vorderen Hüfthöhlen (Abb. 23, 25). Die medialen Wände der Hüfthöhlen sind cranial durch eine kräftige Chitinbrücke verbunden, caudal sind sie miteinander verwachsen (Abb. 23). An der Basis der Furca stellt das Sternum eine senkrecht zur Körperlängsachse stehende, dreieckige Platte dar (Abb. 25). Eine von dieser Platte zur Pleura verlaufende Brücke schließt die Procoxalhöhle nach hinten ab (caudal offene Hüfthöhlen mit Postcoxalbrücke). Die Furcaarme sind kurz. Ihre distalen Flächen sind seitlich abgeflacht und ragen etwas in den Mesothorax hinein. Das Sternum läuft nach hinten in einem langen Prosternalfortsatz (PrstF; Abb. 3, 22, 23, 24, 25) aus. Der kräftige Prosternalfortsatz überragt die Procoxae weit ventral und nach hinten. Zwischen den Vorderhüften ist er schmal. Hinter dem ventralen Coxalgelenk verbreitert sich der Prosternalfortsatz und läuft, den Metasternalfortsatz überlappend, in einer abgerundeten Spitze aus. Seitlich wird der Prosternalfortsatz von dem gabelförmigen Mesosternum umklammert (Abschnitt 4.2.1., 4.3.1.).

Die auffallend langgestreckten Coxae sind dorsal und ventral gelenkig mit dem Prothorax verbunden (Abb. 3, 22, 24). Das ventrale Hüftgelenk wird von einem apicalen Condylus (GF; Abb. 29) gebildet, der mit einer seitlichen Gelenkpfanne des Prosternalfortsatzes artikuliert (Abb. 22). Das pleurale Coxalgelenk, das zusammen mit dem Trochantinus eine funktionelle Einheit bildet, ist oben beschrieben. Die diagonal zur Körperlängsachse stehende Rotationsachse der Coxa verläuft zwischen diesen beiden Gelenken (Abb. 3, 24). Lateral ist die Procoxa abgeflacht. An dieser Fläche kann das Femur eng angelegt werden (Abb. 29b). Ein kleiner, schiffchenförmiger Trochanter (Tr, Abb. 22, 29) verbindet die Coxa mit dem Femur.

Die sowohl an das Schwimmen als auch an das Graben angepaßten Vorderbeine sind dorsoventral abgeflacht. Die Vorderbeine zeigen einen starken Geschlechtsdimorphismus. Einige Unklarheit herrscht in der Literatur bezüglich der Orientierung des Vorderbeines. In Abb. 22 sind für das Vorderbein die topographischen Beziehungen aufgeführt. Dies geschieht in Anlehnung an die von LARSÉN (1966; cf. Seite 28) verwendeten Bezeichnungen. Im übrigen gilt dies auch für die Beine des Meso- und des Metathorax.

Wie bei allen untersuchten Arten der Noteridae (inklusive *Phreatodytes*) begrenzen ventral die Vorder- und die Hinterkante des Femur eine ausgeprägte

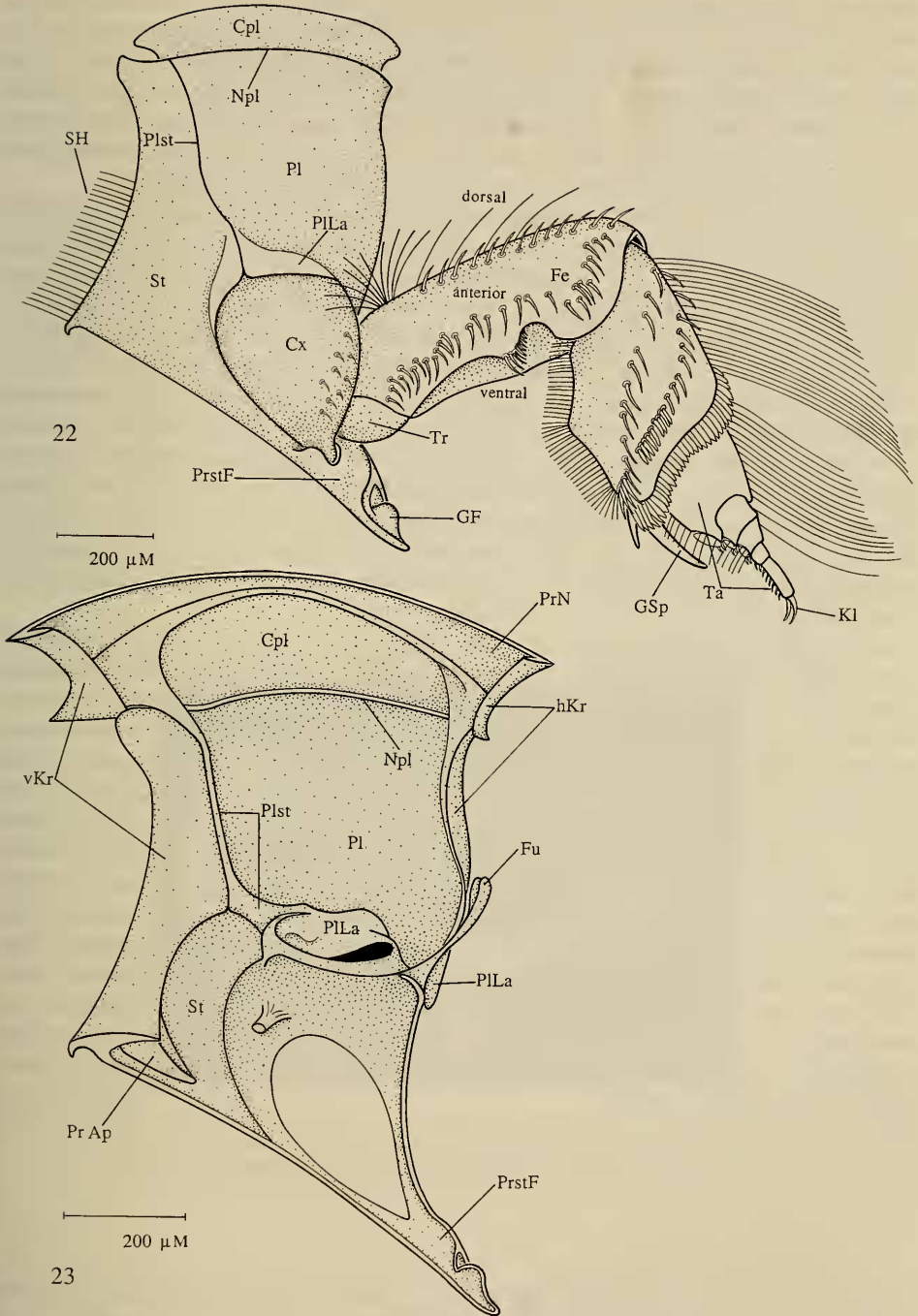


Abb. 22–23. *N. laevis*. — 22. ♂, Prothorax und Vorderextremität, Seitenansicht; Pronotum abpräpariert; Bein ist extrem nach hinten gestreckt und zeigt die Vorderseite (anterior); — 23. Prothorax, Skelet, Medianansicht; die weiße Fläche an der procoxalen Hüfthöhlenwand zeigt die Verwachsungsstelle mit der Gegenseite.

Rinne, in welche die Tibia eingeklappt werden kann. Diese tiefe Rinne reicht vom femorotibialen Gelenk bis an die Basis des Femur (Abb. 2, 3, 22). Nahe der Einlenkung der Tibia ist an der ventralen Vorderkante des Femur eine tiefe Putzscharte für die Antennen ausgebildet. Sie ist beim Männchen viel deutlicher ausgeprägt und größer (verbreiterte Antenne der Männchen). Die proximale Kante der Putzscharte ist mit einem Band kräftiger Borsten versehen. Die hinteren Borsten sind deutlich schwächer als die vorderen. Dorsal trägt das Femur verstreut lange Schwimmhaare, die sich an der Basis verdichten. Anterior und dorsal ist es stark bedornt.

Nahe des femorotibialen Gelenkes weist die Tibia ventral eine deutliche Einbuchtung auf, mit der sie die Antenne beim Reinigungsvorgang gegen die Putzscharte am Femur drückt (Abb. 22). Am ventrodistalen Ende der Tibia sind ein kräftiger, langer Grabsporn und ein um die Hälfte kürzerer zweiter Sporn ausgebildet. Der kürzere Sporn liegt zwischen dem Grabsporn und der Einlenkung des ersten Tarsomer. Die tibialen Endsporne und das erste Tarsomer werden an der Basis von einer geschlossenen Reihe stark abgeflachter, dicht stehender Dornen überdeckt. Die Dornenreihe erstreckt sich beim Männchen vom Grabsporn bis zur distalen Grenze der dorsalen Schwimmhaare. Bei dem weiblichen Tier reichen sie dorsal bis zur Mitte der schmälere Tibia. Dorsal ist die breite Tibia des Männchens mit einem Saum dichter, langer Schwimmhaare versehen. Ventral sind die Schwimmhaare wesentlich kürzer. Bei der deutlich schmälere Tibia des Weibchens sind die Schwimmhaare sowohl dorsal als auch ventral verstreut und nur vereinzelt vorhanden. Die Tibia ist in beiden Geschlechtern stark bedornt (Ti; Abb. 22).

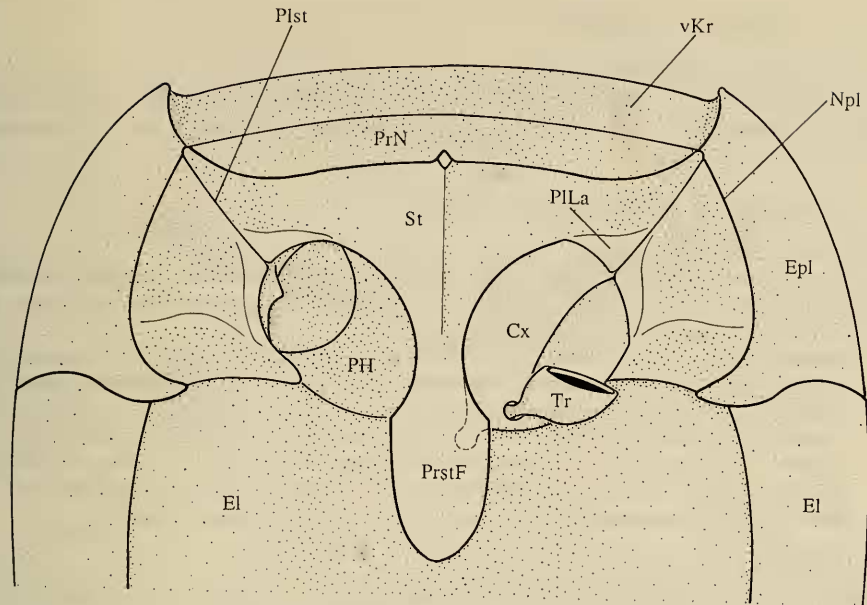
Ein ausgeprägtes Kugelgelenk verbindet den Protarsus mit der Tibia. Das verbreiterte, abgeflachte erste männliche Tarsomer ist knapp so lang wie die vier folgenden zusammen. Dorsal und ventral trägt es jeweils einen dichten Saum von Schwimmhaaren, die dorsal wesentlich länger sind. An den folgenden Tarsomeren sind dorsal vereinzelt Schwimmhaare zu erkennen (Abb. 22). Ventral finden sich an dem ersten männlichen Tarsomer ein großer und an den folgenden zwei Tarsomeren je zwei kleinere saugnapfförmige Hafthaare (Abb. 3). Das erste weibliche Tarsomer ist so lang wie die drei folgenden Tarsomeren zusammen und entsprechend der schmälere Tibia schlanker. Nur das erste Tarsomer der Weibchen trägt dorsal verstreut Schwimmhaare. Beide Geschlechter besitzen ventral an den ersten drei basalen Tarsomeren kräftige, kürzere Dornen, die an der Spitze apicaler, sockelförmiger Erweiterungen stehen. Diese Erweiterungen sind bei den Weibchen viel prägnanter als bei den Männchen. Während die männlichen Tiere apical an den sockelförmigen Erweiterungen der Tarsomeren zwei kleinere, dicht stehende Dorne zeigen, weisen die weiblichen Tiere einen kräftigen, kurzen Dorn auf. Das letzte Tarsomer trägt zwei gleich große Endklauen (Kl).

4.1.2. Muskulatur (Abb. 20, 26, 27, 28, 29)

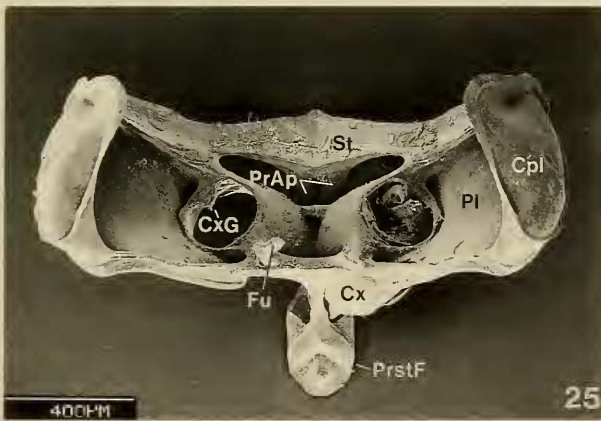
4.1.2.1. Doraler Muskel

M 4; M. pronoti quartus:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 4; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga nur den Gyrinidae. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-12.



24



25

Abb. 24–25. *N. laevis*, Prothorax. — 24. Skelet, Ventralansicht; rechte Procoxa herauspräpariert, linkes ventrales Procoxalgelenk durchscheinend gezeichnet; — 25. Skelet, dorsale Einsicht bei abpräpariertem Pronotum, linke Procoxa entfernt.

4.1.2.2. Tergosternaler Muskel

M 11; M. dorso-ventralis quintus:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 13; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-s 1.

4.1.2.3. Tergopleurale Muskulatur (Abb. 20, 26, 27)

M 12; M. noto-pleuralis:

Dieser Muskel verbindet die dorsale Fläche der Cryptopleura mit dem Notum. Der kurze, jedoch recht breite Muskel wirkt dem Zug der pleuralen Beinmuskulatur, vor allem dem M. pleura-trochanteralis (M 20), entgegen.

BAEHR (*Priac.*): 11; — BAEHR (1979): Fehlt innerhalb der Carabidae bei *Aptomus*, *Promecognathus*, *Lachnophora* und den Gattungen *Tefflus* bis *Sphallomorpha*; ferner den Haliplidae, Hydroporinae sowie *Eretes* und *Dytiscus*. Entgegen den Angaben von LARSÉN nach BAEHR (1979) bei *Acilius*, *Gyrinus* und *Aulonogyrus* vorhanden. — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephega bei *Cicindela campestris*, *Haliplus confinis*, *Acilius sulcatus*, *Dytiscus marginalis*, *Dineutes*, *Gyrinus*, *Aulonogyrus*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-p 12 oder 15.

M 13; M. pronoto-mesepimeralis:

Ein kleiner, kurzer Muskel, der caudal am Pronotum und medial von der Cryptopleura entspringt. Er setzt mittels einer langen, feinen Sehne lateral an der Intersegmentalmembran an, ventral des ersten thorakalen Stigmas. Seine Funktion könnte in der Unterstützung beim Öffnen des Stigmas liegen, indem er die Intersegmentalmembran strafft.

BAEHR (*Priac.*): 12; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega vorhanden außer bei *Haliplus confinis*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-p 1.

4.1.2.4. Tergocoxale Muskulatur (Abb. 26, 28, 29)

M 14; M. noto-trochanteralis:

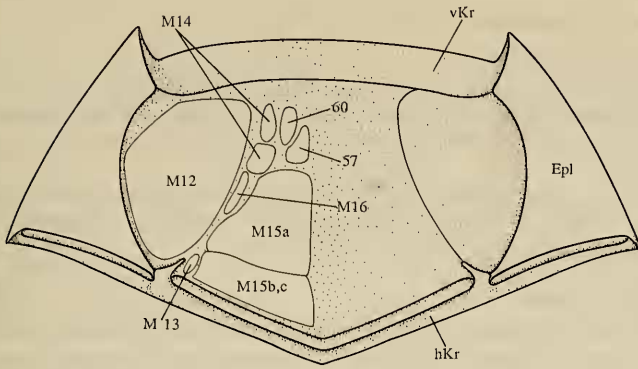
Der aus zwei Bündeln bestehende Muskel (M 14a und M 14b) entspringt vorn am Pronotum, medial der Cryptopleura. Die beiden Bündel vereinigen sich in einer gemeinsamen kurzen Sehne zur Insertion cranioventral am Trochantinus. Der M. noto-trochanteralis dreht die Coxa nach vorn.

BAEHR (*Priac.*): 14, einteilig. — BAEHR (1979): Zweiteilig bei den Cicindelidae, Carabidae, Gyrinidae, Haliplidae, Dytiscidae, Hygrobiidae und Amphizoidae; bei *Rhysodes*, *Clinidium* und einigen Paussini-Arten einteilig. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +, zweiteilig. — MATSUDA: t-ti (cx) 1 und 2.

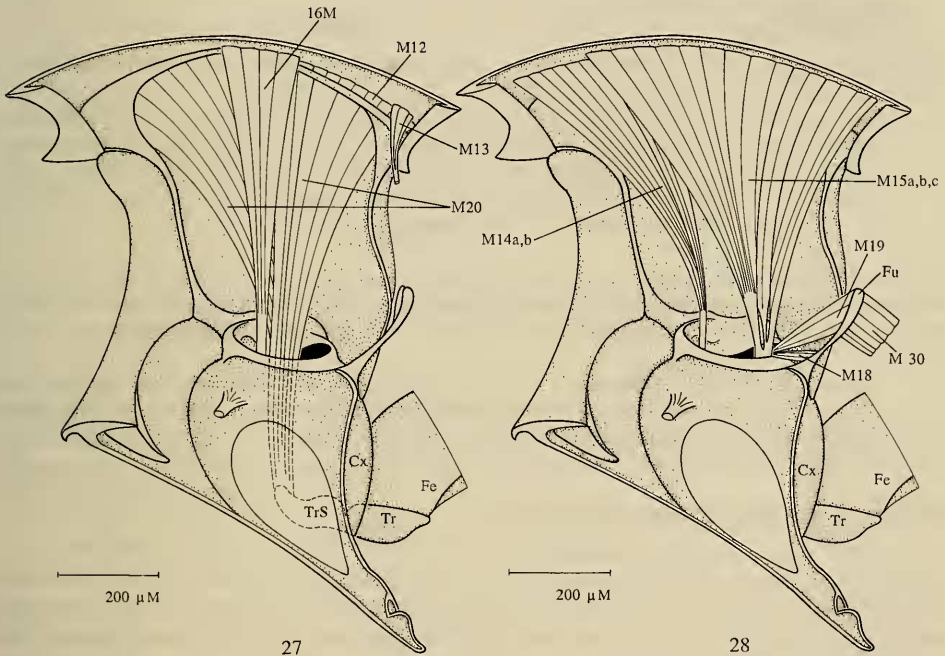
M 15; M. noto-coxalis:

Der kräftigste Muskel im Prothorax besteht aus drei unterschiedlich starken Komponenten. Die kräftigste Komponente (M 15a) entspringt medial von der hinteren Pronotumhälfte zwischen der Medianlinie und dem medialen Rand der Cryptopleura. Die zwei wesentlich schwächeren Teile b und c entspringen caudal von Teil a (Abb. 26). Alle drei Bündel setzen in einer gemeinsamen kurzen, kräftigen Sehne am posterolateralen Rand der Coxa an. Der M. noto-coxalis dreht die Vorderhüfte nach hinten.

BAEHR (*Priac.*): 15, zweiteilig; — BAEHR (1979): Bei den Carabinae, *Metrius*, *Trachypachus* und *Gebiringia*, den Gyrinidae, den Haliplidae, den Dytiscidae, den Hygrobiidae, den Amphizoidae und *Rhysodes* zweiteilig. Bei allen anderen Carabidengattungen und den Cicindelidae dreiteilig. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +, zweiteilig. — BEUTEL (*Spang.*): +, zweiteilig. — MATSUDA: t-cx 6 oder 7.



26



27

28

Abb. 26–28. *N. laevis*, Prothorax. – 26. Pronotum, Ventraleinsicht; linke Körperseite: Muskulaturursprung, rechte Körperseite: Lage der Cryptopleura eingetragen; – 27. Laterale Muskulatur, Ansatz des M. pleura-trochant. (M 20) und Trochantersehne durchscheinend gezeichnet; – 28. Mediale Muskulatur.

4.1.2.5. Pleurocoxale Muskulatur (Abb. 20, 26, 27)

M 16; M. episterno-coxalis:

Dieser kleine Muskel entspringt am medialen Rand der Cryptopleura, lateral des M. notocoxalis a (M 15a). Seine Sehne verläuft ventral unter der Einfaltung des Trochantinus und inseriert an der Basis des Coxalfortsatzes. Der Muskel bewirkt eine cranialwärts gerichtete Rotation.

BAEHR (*Priac.*): 16; — BAEHR (1979): Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: p-ti (cx) 2.

M 17; epimero-coxalis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 17; — BAEHR (1979): Fehlt bei wenigen Carabidae, Cicindelidae, *Haliplus*, *Peltodytes* (entgegen den Angaben von LARSÉN bei zahlreichen Adephaga vorhanden). — LARSÉN: Vorhanden bei *Gyrinus* und *Aulonogyrus*. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — BEUTEL (*Spang.*): -; — MATSUDA: p-cx 9.

4.1.2.6. Sternocoxale Muskulatur (Abb. 28, 29)

M 18; M. sterno-coxalis:

Ein kleiner Muskel, der von der Furcabasis entspringt. Er inseriert anterolateral am Coxalrand. Der M. sterno-coxalis rotiert die Coxa.

BAEHR (*Priac.*): 18; — BAEHR (1979): Fehlt bei manchen Carabidae, den Cicindelidae, den Gyrinidae und wahrscheinlich den Rhysodidae. — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga *Cicindela campestris*, *Brosicus cephalotes*, *Haliplus confinis* (nach BAEHR, 1979, jedoch bei den Haliplidae vorhanden) und den Gyrinidae. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): -; — MATSUDA: s-cx 5.

M 19; M. furca-coxalis:

Der kurze Muskel entspringt an der apicalen Furcafläche, dorsal des M. sterno-coxalis (M 18) und inseriert, sich stark verjüngend, am caudalen Rande der Procoxa. Der M. furca-coxalis rotiert die Coxa nach hinten.

BAEHR (*Priac.*): 19; — BAEHR (1979): Fehlt unter den untersuchten Adephaga nur bei *Orectochilus* und *Orectogyrus*. — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga *Orectochilus*, *Orectogyrus* und *Gyretes*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s-cx 3.

4.1.2.7. Trochanteraler Muskel (Abb. 20, 27)

M 20; M. pleura-trochanteralis:

Ein aus drei Bündeln bestehender, kräftiger Muskel, der von der gesamten Ventralfläche der Cryptopleura, lateral des kleinen M. episterno-coxalis (M 16), entspringt. Er inseriert mittels einer kräftigen Sehne an der Spitze des Trochanterapodem. Der M. pleura-trochanteralis streckt den Trochanter.

BAEHR (*Priac.*): 20, einteilig. — BAEHR (1979): Bei allen untersuchten Adephaga dreiteilig (außer *Priacma*). — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: p-tr 3.

4.1.2.8. Coxotrochanterale Muskulatur (Abb. 29)

M 21; M. coxa-trochanteralis medialis:

Entspringt an der medialen Coxalwand und inseriert gemeinsam mit der Sehne des M. pleura-trochanteralis (M 20) distal an der Trochantersehne. Wie der M. pleura-trochanteralis ist er ein Depressor der Trochanter.

BAEHR (*Priac.*): 21; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +.

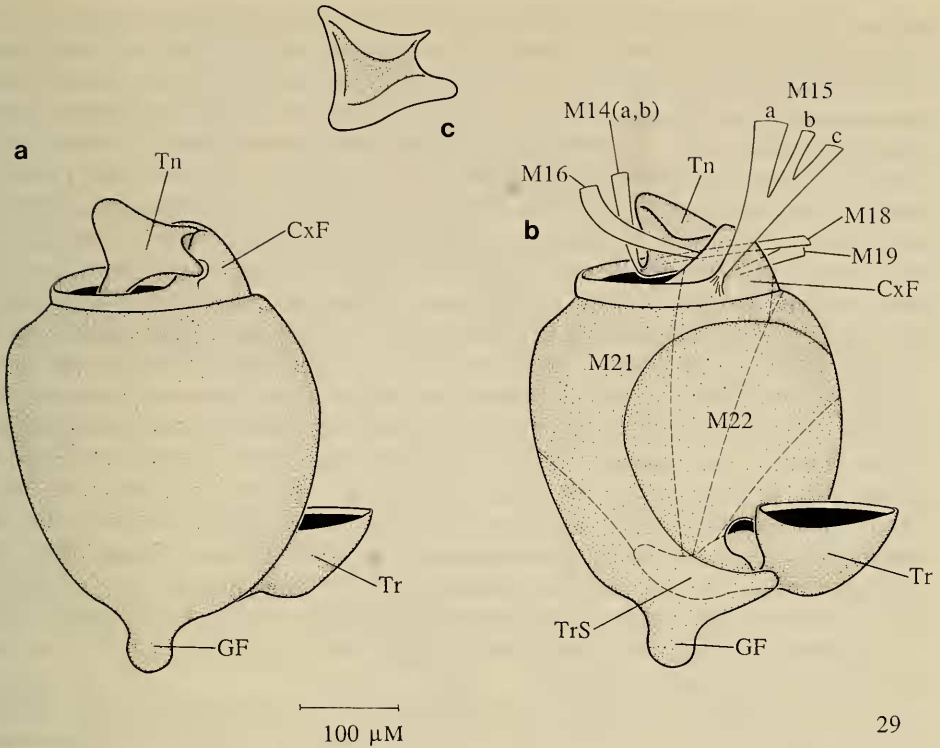


Abb. 29. *N. laevis*, Procoxae; a) rechte Coxa von medial; b) linke Coxa von lateral, Muskelansatzsehnen; Coxotrochanteralmuskulatur durchscheinend gezeichnet; c) Trochantinus von ventral.

M 22; M. coxa-trochanteralis lateralis:

Der zweiteilige Muskel entspringt von der lateralen Coxalwand und von der Innenseite des Procoxalfortsatzes; er inseriert proximal an der Trochantersehne. Der M. coxa-trochanteralis lat. beugt den Trochanter.

BAEHR (*Priac.*): 22; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega vorhanden. — BEUTEL, (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): vierteilig.

4.2. Mesothorax

4.2.1. Skelet (Abb. 30 bis 37, 42, 43)

Der Mesothorax ist das schmalste thorakale Segment. Mit dem Verlust der Flugfunktion der Vorderflügel hat der Mesothorax der Käfer allgemein eine starke Verkürzung erfahren. Mesothorax und Prothorax stoßen seitlich in einem nahezu rechten Winkel aufeinander. Es entsteht dadurch eine Grube, in welche die Vorderbeine eingezogen werden können. Ventral überlagert der Prosternalfortsatz den Mesothorax.

Das Scutum läßt sich in einen vorderen, vor dem Scutellum gelegenen und in einen posterolateralen Anteil gliedern (Sc, Scl; Abb. 31, 32, 34). Der vordere Anteil wird vom Pronotum überlagert. Der posterolaterale Teil des Scutum, sowie der größere hintere Anteil des dazwischen liegenden Scutellum, werden ganz von den Elytren

bedeckt. Der Vorderrand des Scutum ist nach ventral abgebogen und geht an der Antecostalnaht (Anc) in das Acrotergit über. Das Acrotergit bildet den medianen Anteil des Prophragma (Ph I; Abb. 31, 34). Wie bei den Dytiscidae ist das Prophragma paarig. Im Inneren wird das Scutum entlang der Medianlinie durch eine kräftige, niedrige Leiste verstärkt, die es in zwei symmetrische Hälften teilt (Abb. 32). Der posterolaterale Anteil des Scutum ist zur Aufnahme des Vorderrandes der geschlossenen Elytren muschelförmig eingebuchtet. Während der vordere Alarfortsatz (vAl) kaum zu erkennen ist, zieht der posterolateral am Scutum liegende, schmale hintere Alarfortsatz (hAl; Abb. 31, 32, 33) bogenförmig weit cranialwärts. Entlang dem Hinterrand des hinteren Alarfortsatzes verläuft das proximal sklerotisierte, distal membranöse Axillarligament (Ax1). Das Axillarligament stellt die Verbindung zu den Elytren her (Abb. 33). Eine Alula ist nicht vorhanden.

Die Scuto-scutellarnaht (Sc-Scl) trennt das Scutellum vom Scutum. Sie ist gut zu erkennen (Abb. 31, 32, 34). Insgesamt hat das Scutellum die Form eines gleichschenkeligen Trapezes und begrenzt median das Mesotergum nach hinten. Der vordere Teil ist erhöht und unterstützt die Verankerung der geschlossenen Elytren (Abb. 31). Hinter der Scutoscutellarnaht, beiderseits der Medianlinie, bildet das Scutellum im Inneren zwei taschenförmige Aussackungen, die der dorsalen Muskulatur als Ursprung dienen. Das gesamte Mesotergum ist bei geschlossenen Elytren verdeckt. Daher ist wie bei allen Noteridae, exklusive *Phreatodytes*, auch kein „Schildchen“, in der Taxonomie oft ungenau „Scutellum“ genannt (in Wirklichkeit nur ein Teil des eigentlichen Scutellum), zu erkennen.

In der Intersegmentalmembran zwischen Meso- und Metathorax liegt lateral jeweils ein kleines Sklerit („yoke plates“, LARSÉN, 1966: y; Abb. 31, 32). Sie stellen nach WEBER (1933), LARSÉN (1966) und MATSUDA (1970) Reste des Postnotum dar.

Es sind drei Axillaria vorhanden (Abb. 31, 33):

Axillare I (Ax 1) ist ein U-förmiges Sklerit mit erweiterten und verstärkt sklerotisierten Enden. Medial gelenkt es mit dem schwach ausgebildeten vorderen Alarfortsatz, lateral mit dem Axillare II. Cranial artikuliert es mit dem basalen Fortsatz des Elytrensockels (EL-KIFL, 1953, DOYEN, 1966; bPr; Abb. 33).

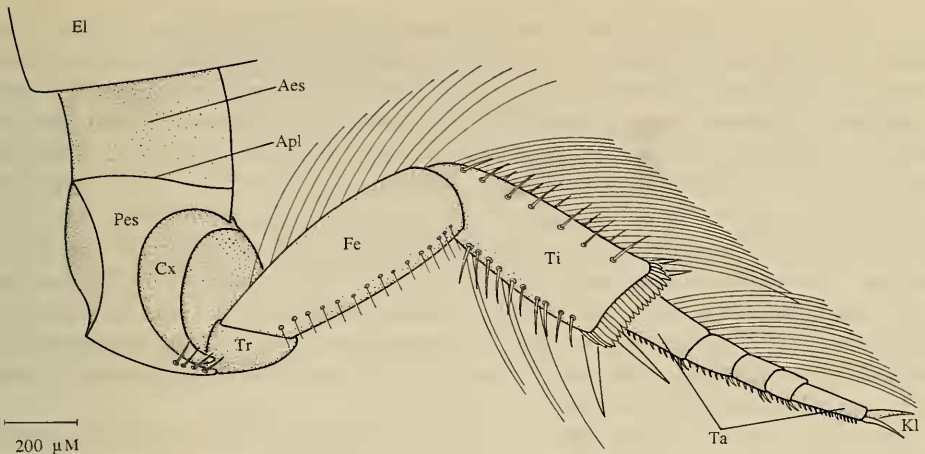
Axillare II (Ax 2) ist keulenförmig. Der verbreiterte craniale Teil gelenkt in der U-förmigen Einwölbung des Axillare I. Das Axillare II stellt den Kontakt zum Elytrensockel her; ein Ligament verbindet es caudal mit dem halbmondförmigen Subalare.

Axillare III (Ax 3) liegt bei geschlossenen Elytren zwischen dem Seitenrand des Scutum und dem Axillare II. Werden die Elytren geöffnet, wird es distalwärts über den Hinterabschnitt des Axillare II gekippt (vergleiche Abb. 31, 33). Caudal artikuliert das Axillare III mit dem cranialwärts vorgezogenen hinteren Alarfortsatz.

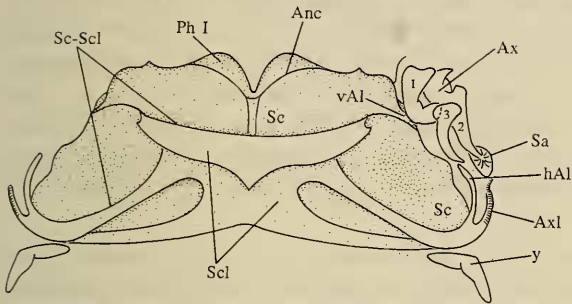
Vor dem pleuralen Flügelgelenkkopf liegt in der Membran zwischen Pro- und Mesothorax das sehr kleine, schwach sklerotisierte Praealarsklerit (PrAx; Abb. 33).

Die halbmondförmige Scheibe des Subalare (Sa; Abb. 31, 33, 40), in der Membran zwischen Tergum und Pleura gelegen, ist ligamentös mit dem caudalen Ende des Axillare II verbunden. Durch den Zug des Ligamentes wird das Hinterende des Axillare II nach unten gezogen. Am verdickten Vorderende wird es angehoben; es übt einerseits Druck auf den Elytrensockel aus und dreht andererseits das Axillare III um die eigen Achse.

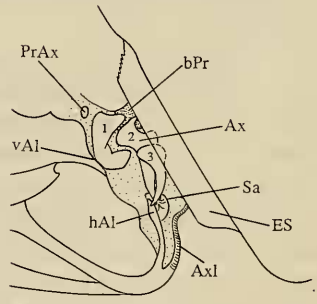
Ein freies Basalare fehlt im Mesothorax von *N. laevis*. Nach MATSUDA (1970) ist es mit dem pleuralen Flügelgelenkkopf verschmolzen.



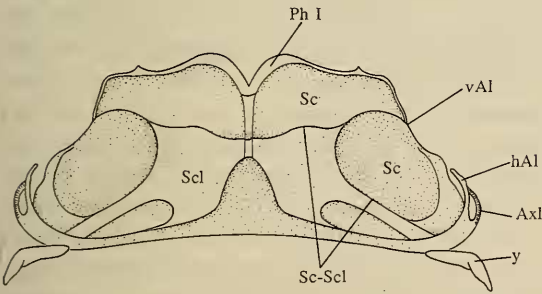
30



31



33



32

Abb. 30–33. *N. laevis*, Mesothorax, Skelet. – 30. ♀, Mesothorax und Mittelextremität, Seitenansicht; Mittelbein extrem gestreckt; – 31. Mesonotum, Dorsalansicht; Axillaria durchnummeriert und in Ruhestellung, Elytren abpräpariert; – 32. Mesonotum, Ventralansicht; – 33. Mesonotum, Dorsalansicht: Ausschnitt; Stellung der Axillaria bei geöffneten Elytren.

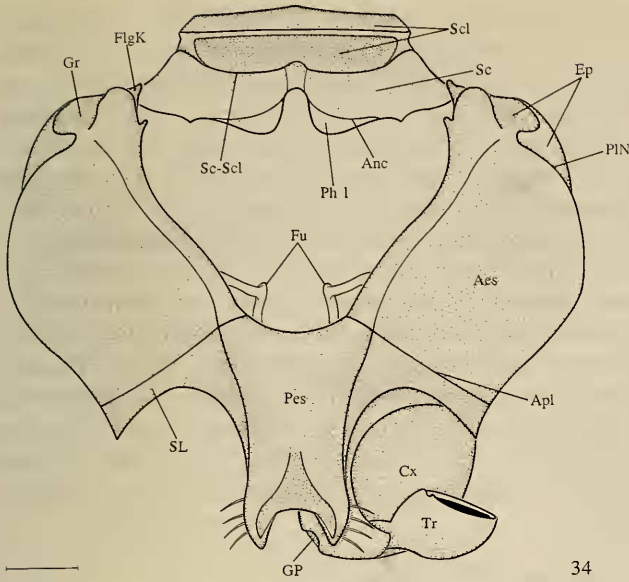
Die Pleuralnaht (PLN) trennt das Epimerum (Ep) vom Anepisternum (Aes; Abb. 34, 35, 36). Sie verläuft vom pleuralen Coxalgelenk dorsalwärts bis zur sattelförmigen Einbuchtung des Epimerum (siehe unten). Das insgesamt schwächer sklerotisierte Epimerum verbreitert sich deutlich dorsalwärts (Abb. 35). Zusammen mit dem Anepisternum und dem Praeepisternum bildet es am posterolateralen Ende des Mesothorax das pleurale Coxalgelenk (CxG; Abb. 35, 36, 42, 43). Das Epimerum wird hinten an der Anapleuralnaht vom Vorderrand des Metathorax verdeckt, wodurch sich die schwache Sklerotisierung erklären läßt. Die laterale Fläche des stärker sklerotisierten Anepisternum (Aes; Abb. 30, 34, 35, 36) ist zur Körpermitte hin leicht eingewölbt; es ist dorsal an der Bildung des pleuralen Flügelgelenkkopfes (FlgK) beteiligt. Der craniale Rand des Anepisternum ist nach innen gekrümmt. Er schließt an der Biegungsstelle dicht an den Prothorax an. Die eingekrümmten Ränder des Anepisternum sind verstärkt.

Nur dorsocranial, vor dem pleuralen Flügelgelenkkopf, persistiert im Inneren ein kleiner Rest der Pleuralleiste (gestr. Linie in Abb. 35). Merkwürdigerweise ist an dieser Stelle die Pleuralnaht von außen nicht zu erkennen. Direkt hinter dem pleuralen Flügelgelenkkopf ist das Epimerum sattelförmig eingebuchtet (Abb. 34, 35). In diesen Sattel und in die muschelförmige Einsenkung des lateralen Anteils des Scutum legt sich der Sockel der geschlossenen Elytren. Die muschelförmige Einsenkung am lateralen Scutumanteil (Gr; Abb. 34) und die sattelförmige Einbuchtung am Epimerum gewähren gleichzeitig die Luftverbindung von dem dorsalen Subelytralraum in den kleinen Raum zwischen Meso- und Prothorax (ebenfalls subelytral gelegen), in den das erste thorakale Stigma mündet (Respirationsfunktion; cf. LARSÉN, 1966: S. 99 ff.).

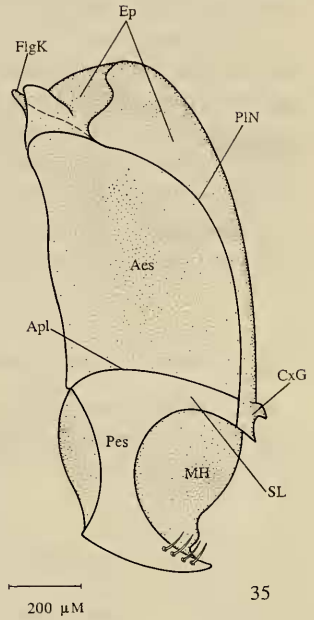
Die Anapleuralnaht (MATSUDA, 1970; Apl) trennt das Praeepisternum (Pes; Abb. 30, 34, 35, 36) vom Anepisternum. Das Praeepisternum gleicht einer senkrecht nach unten zur Körperlängsachse umgekehrt stehenden, sechseckigen Pyramide (Abb. 34, 36). Das Praeepisternum ist an der Spitze tief eingeschnitten und bildet eine kräftige Gabel, die den Prosternalfortsatz seitlich umfaßt (Abb. 3); dorsal wird es von kräftigen, seitlichen Leisten begrenzt (Abb. 36, 42). Die Außenkanten der Gabel tragen an jeder Seite vier feine Sinneshaare (SH). Median begrenzt das Praeepisternum die Wände der Mesocoxalhöhlen. Nach hinten sind die Hüfthöhlen offen, das heißt, nur durch die verstärkte Intersegmentalmembran begrenzt. An die vordere Fläche des Praeepisternum stoßen beiderseits der Medianlinie die Vorderhüften. Das Praeepisternum ist an diesen Stellen eingedellt. Die Mesocoxalhöhlen werden cranial von den Supracoxalloben („subpracoal lobes“; LARSÉN, 1966) begrenzt. An der Bildung der Supracoxalloben (SL; Abb. 34, 35, 36) beteiligen sich das Praeepisternum und das Epimerum. Diese Art von Begrenzung der Mittelhüfthöhlen wird von BELL (1967) als „disjunct type“ bezeichnet. Die gestauchte, kompakte Form des Praeepisternum verleiht – zusammen mit den verstärkten cranialen Rändern des Anepisternum – dem Mesothorax seine hohe Festigkeit.

Die Mesofurca entspringt hinten vom Praeepisternum. Ihre relativ dünnen Arme verlaufen zunächst dorsocranialwärts, konvergieren dann etwas zur Mitte hin, biegen laterodorsalwärts ab und verwachsen schließlich mit dem medialen Rand des Epimerum (Fu; Abb. 36, 42).

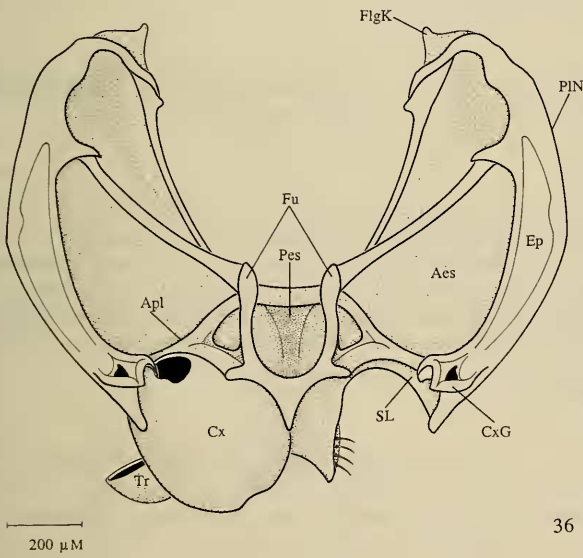
Die rundlich-ovalen Mesocoxae sind wie die Vorderhüften lateral über dem coxo-trochanteralen Gelenk abgeflacht (Abb. 37a). Der dorsale Gelenkfortsatz (GF) der Mesocoxa artikuliert mit dem pleuralen Coxalgelenk. Ähnlich wie im Prothorax ist



34



35



36

Abb. 34–36. *N. laevis*, Mesothorax, Skelet. – 34. Vorderansicht mit Mesonotum. – 35. Seitenansicht, gestrichelte Linie zeigt den Verlauf der Pleuralleiste (siehe Text); – 36. Caudalansicht ohne Mesonotum.

auch hier ein zweites, ventrales Hüftgelenk vorhanden. Allerdings ist hier die Hüfte mit einer Vertiefung versehen, in die ein von der Dorsalseite des Metasternalfortsatzes entspringender Gelenkfortsatz greift (GZ; Abb. 51). Die Rotationsachse der Mittelhüfte verläuft zwischen diesen beiden Gelenken.

Der sattelförmige, sehr kleine Trochantinus (Tn; Abb. 37a, c) ist wie die Basis der Mesocoxa von den Supracoxalloben überlappt. Caudal artikuliert er mittels eines Fortsatzes in einer kleinen Grube am lateralen Rand der Coxa (Abb. 37a).

Die Mittelbeine sind dorsoventral abgeflacht (Abb. 3, 30). Der kleine, schiffchenförmige Trochanter (Tr; Abb. 30, 37) stellt die Verbindung zwischen der Mesocoxa und dem Mittelbein her. Das Femur (Fe) trägt dorsal einen aufgelockerten Saum langer Schwimmhaare. Ventral findet sich submarginal eine Reihe kürzerer, feiner Setae (Abb. 30). Die Tibia (Ti) ist dorsal mit einem Saum dichter Schwimmhaare versehen. Sie trägt dorsal und ventral mittelkräftige Dorne. In die ventrale Dornenreihe sind vereinzelt lange Schwimmhaare eingestreut. Am distalen Ende weist die Tibia dorsal zwei kleinere, ventral zwei große Endsporne auf. An der Basis sind die Endsporne von einer geschlossenen Reihe kurzer und abgeflachter Dorne bedeckt.

Ähnlich wie die Vorderbeine weisen die Mittelbeine einen Geschlechtsdimorphismus auf. Beim Männchen findet sich ein etwas größeres saugnapfförmiges Hafthaar am ersten, sowie zwei kleinere am zweiten Tarsomer (Abb. 3). Das Basitarsomer ist in beiden Geschlechtern knapp so lang wie die drei folgenden zusammen. Das männliche erste Tarsomer ist apical stark verbreitert, das zweite insgesamt etwas verbreitert. Von den fünf Tarsomeren (Ta) tragen die drei ersten dorsal lange Schwimmhaare. Alle fünf Tarsomere sind ventral fein bedornt. Das letzte Tarsomer trägt zwei kräftige Endklauen.

4.2.2. Muskulatur (Abb. 37, 38, 39, 40, 41)

4.2.2.1. Dorsale Muskulatur (Abb. 38)

M 28; *M. mesonoti primus*:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 23; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: t-14.

M 29; *M. mesonoti secundus*:

Dieser Muskel entspringt vorn am Scutellum aus den taschenförmigen Aussackungen, welche das Scutellum caudal von der Scutoscutellarnaht bildet. Er setzt am Mesophragma an. Der *M. mesonoti sec.* unterstützt zusammen mit dem *M. noto-pleuralis* (M 33) das Öffnen der geschlossenen Elytren, indem er das craniale Scutellum nach vorn kippt (LARSÉN, 1966).

BAEHR (*Priac.*): 24; — LARSÉN: Innerhalb der untersuchten Adephaga nur bei *Elaphrus cupreus* und *Haliplus confinis* vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — MATSUDA: t-12.

4.2.2.2. Sternale Muskulatur (Abb. 28, 39)

M 30; *M. mesosterni primus*:

Der die Profurca mit der Mesofurca verbindende Muskel hält Pro- und Mesothorax zusammen.

BAEHR (*Priac.*): 25; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s-13.

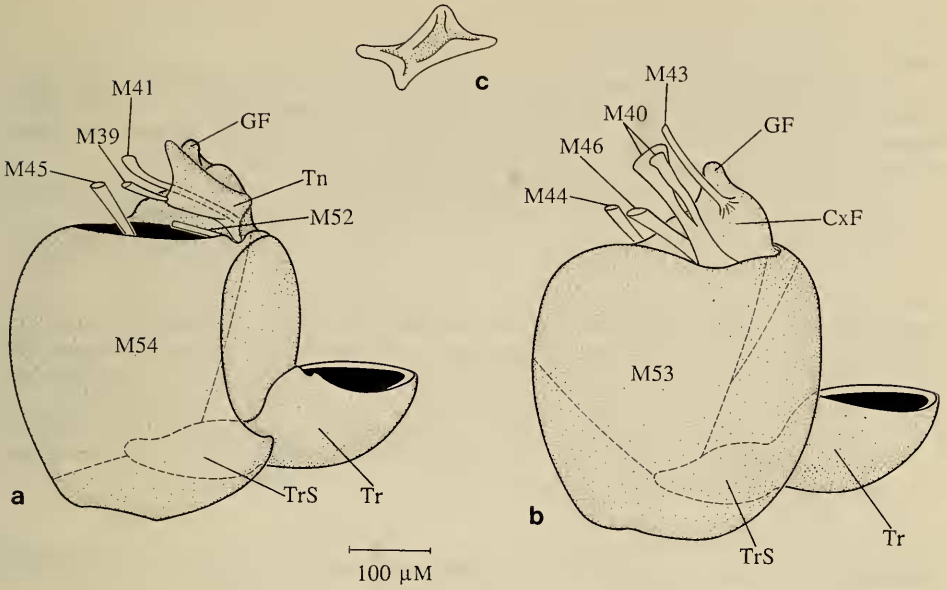
M 31; *M. mesosterni secundus*:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 26; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga bei *Haliplus confinis*, *Platambus maculatus* und *Ilybius fuliginosus*. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — MATSUDA: s-12.

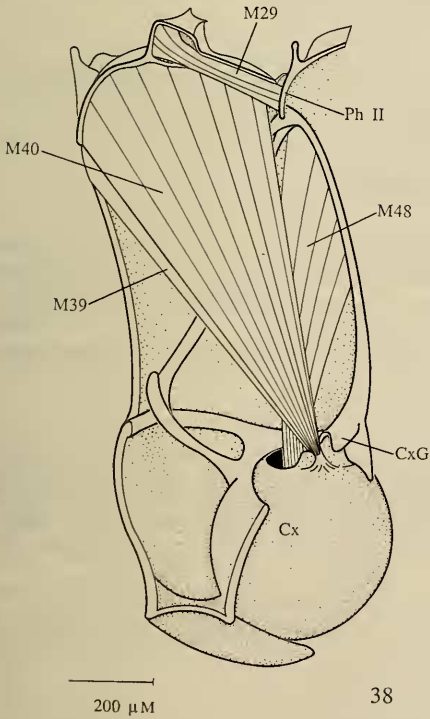
4.2.2.3. Tergosternaler Muskel

M 32; *M. dorsoventralis*:

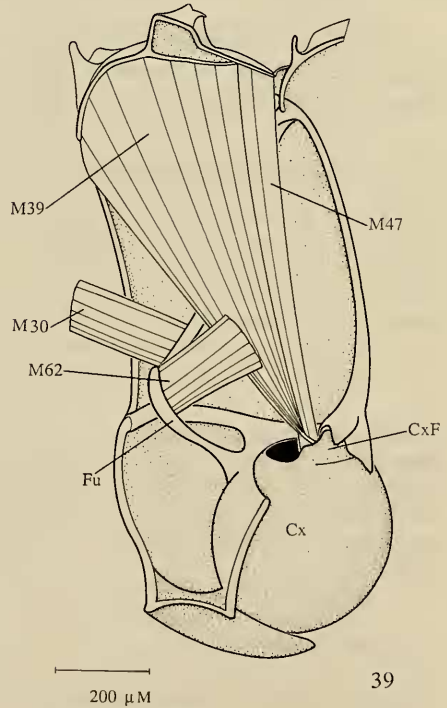
Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 32; — LARSÉN: Unter den untersuchten Adephaga nur bei *Acilius sulcatus* und *Dytiscus marginalis* vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: t-s 1.



37



38



39

Abb. 37–39. *N. laevis*, Mesothorax. – 37. Mesocoxae, Coxotrochanteralmuskulatur durchscheinend gezeichnet, Muskelansatzsehnen; a) linke Coxa von lateral; b) rechte Coxa von medial; c) Trochantinus von ventral; – 38. Muskulatur von median; – 39. Muskulatur von median, innere Schicht abpräpariert.

4.2.2.4. Laterale Muskulatur (Abb. 40)

M 33; M. noto-pleuralis:

Der kurze, schwache Muskel entspringt anterodorsal am medialen Rand des Anepisternum, medial vom pleuralen Flügelgelenkkopf. Er inseriert an der anterolateralen Ecke des Mesoscutum. Der M. noto-pleuralis zieht die anterolaterale Ecke des Scutum herunter und unterstützt dadurch den M. mesonoti secundus (M 29) beim Entfalten der Elytren.

BAEHR (*Priac.*): 29; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga *Cicindela campestris*, sowie einigen Carabidae und *Gyretes zimmermanni*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: t-p 3.

M 36; M. pleura-alaris:

Ein sehr kleiner Muskel, der dorsocranial am medialen Rand des Anepisternum, oberhalb des M. noto-pleuralis (M 33) entspringt. Er inseriert cranial mittels einer kurzen Sehne am Axillare III. Wird das Axillare III beim Öffnen der Elytren durch das Axillare II gekippt, verschafft der M. pleura-alaris dem Axillare III den Fixpunkt, um den es gedreht wird.

BAEHR (*Priac.*): 30; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga *Cybrus caraboides*, *Carabus nemoralis*, *Orectochilus spec.*, *Orectogyrus ornatus* und *Gyretes zimmermanni*. — BEUTEL (*Hygr.*): +.

M 37; M. furca-pleuralis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 34; — LARSÉN: Vorhanden bei *Carabus*, *Calosoma* und den Dytiscidae. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — MATSUDA: p-s 1.

M 38; M. profurca-mesepisternalis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): fehlt. — LARSÉN: Kommt nur bei den Carabidae und den Gyridae vor. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — MATSUDA: p-s 3.

4.2.2.5. Muskulatur des Beines (Abb. 37, 38, 39, 40, 41)

M 39; M. noto-trochantinalis:

Entspringt flach und breit entlang dem laterocranialen Rand des Mesoscutum, cranial vor dem M. noto-trochanteralis (M 47). Der Muskel verläuft medial der Furca, verjüngt sich zusehends und setzt mittels einer kurzen Sehne cranioventral am Trochantinus an. Der M. noto-trochantinalis ist ein Promoter des Beines.

BAEHR (*Priac.*): 36; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga nur den Gyridae (Reduktion des Trochantinus). — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: t-ti (cx) 1.

M 40; M. noto-coxalis:

Der mächtigste Muskel im Mesothorax. Er entspringt vom gesamten Scutum medial des M. noto-trochantinalis (M 39) und des M. noto-trochanteralis (M 47). Seine Fasern bündeln sich leicht und setzen mittels einer kräftigen und einer schwächeren Sehne gemeinsam medio-caudal an der Basis des Coxalfortsatzes an. Der M. noto-coxalis ist ein starker Dreher des Beines.

BAEHR (*Priac.*): 37; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga außer *Orectogyrus* und *Gyretes* vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-cx 6 oder 7.

M 41; M. episterno-coxalis:

Ein langer Muskel, der dorsal am Anepisternum entspringt. Seine Sehne zieht ventral unter der Einfaltung des Trochantinus hindurch und inseriert am medialen Coxalrand an der Innenbasis des Coxalfortsatzes. Der M. episterno-coxalis ist ein Remotor der Hüfte.

BAEHR (*Priac.*): 38; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga bei *Orectochilus* und *Orectogyrus*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: p-cx 5.

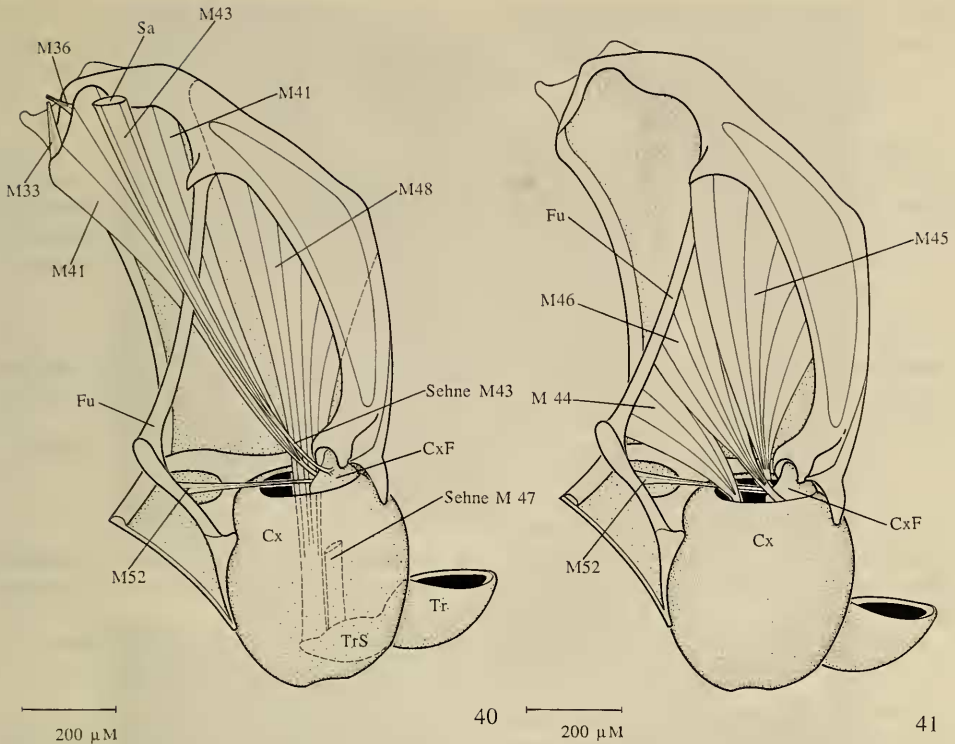


Abb. 40–41. *N. laevis*, Mesothorax, Muskulatur von median; Mesonotum abpräpariert, Sternum lateral von der Medianlinie sagittal geschnitten. — 40. Ansatz von *M. noto-trochant.* (*M* 47), *M. episterno-trochant.* (*M* 48) und Trochantersehne durchscheinend gezeichnet; — 41. Furcacoxale Muskulatur.

M 42; *M. coxa-basalaris*:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 39; — LARSÉN: Fehlt bei allen untersuchten Adephega außer *Halipilus*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: pt-i (cx) 2.

M 43; *M. coxa-subalaris*:

Dieser grazile Muskel entspringt medial am Coxalfortsatz. Er verläuft medial von der Furca und inseriert an der halbmondförmigen Scheibe des Subalare. Der *M. coxa-subalaris* zieht bei Kontraktion des Subalare nach ventral und startet, in Interaktion mit dem zweiten und dritten Axillare, den Öffnungsmechanismus der Elytren.

BAEHR (*Priac.*): 40; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephega *Orectogyrus* und *Gyretes*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-cx 8.

M 44; *M. furca-coxalis anterior*:

Der Muskel entspringt medial von dem nach lateral verlaufenden Arm der Furca, medioventral des *M. furca-coxalis post.* (*M* 46). Er inseriert mittels einer kräftigen Sehne an der Innenseite des mediocranialen Coxalrandes. Der *M. furca-coxalis ant.* dreht die Hüfte nach vorn.

BAEHR (*Priac.*): 41; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephega nur bei den *Gyrinidae*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s-cx 5.

M 45; *furca-coxalis lateralis*:

Entspringt dorsal vom aufsteigenden Arm der Furca und von dessen Verwachsungsstelle mit dem Epimerum, lateral des *M. furca-coxalis post.* (*M* 46). Ein großer Teil seiner Fasern ent-

springt ferner an dem stärker sklerotisierten medialen Rand des Mesepimerum. Der Muskel inseriert am lateralen Rand der Coxa. Der *M. furca-coxalis lat.* dreht die Hüfte nach hinten.

BAEHR (*Priac.*): 42; — LARSÉN: Kommt bei den untersuchten Adephaga nur bei den Dytiscidae vor. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — MATSUDA: s-cx 2.

M 46; *M. furca-coxalis posterior*:

Der zwischen *M. furca-coxalis ant.* (M 44) und *M. furca-coxalis lat.* (M 45) vom Mittelteil der Furca entspringende Muskel inseriert mittels einer kräftigen Sehne am medialen Rand der Coxa, lateral der Sehne des *M. noto-coxalis* (M 40). Der *M. furca-coxalis post.* dreht die Coxa.

BAEHR (*Priac.*): 43; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga außer *Orectogyrus*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s-cx 3.

M 47; *M. noto-trochanteralis*:

Dieser Muskel entspringt posterolateral am Scutum, caudal des *M. noto-trochantinalis* (M 39). Er zieht in die Coxa hinein und inseriert medial an der Trochantersehne. Der *M. noto-trochanteralis* ist ein Depressor des Trochanter und streckt somit das Bein.

BAEHR (*Priac.*): 44; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: t-tr 1.

M 48; *M. episterno-trochanteralis*:

Ein breiter Muskel, der großflächig caudal des *M. episterno-coxalis* (M 41) am Anepisternum entspringt; er inseriert an der Trochantersehne. Wie der vorhergehende Muskel streckt er das Bein.

BAEHR (*Priac.*): 45; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: p-tr 1.

M 49; *M. epimero-trochanteralis* und M 50; *M. trochantero-basalaris*:

Nur der *M. trochantero-basalaris* wurde bisher innerhalb der Adephaga bei den Cupedidae (BAEHR, 1975; 46) gefunden.

M 51; *M. sterno-trochanteralis*:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): —; — LARSÉN: Unter den untersuchten Adephaga nur bei den Gyrinidae vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): —; — MATSUDA: p-tr 4.

M 52; *M. furca-trochanteralis*:

Dieser außerordentlich dünne Muskel, der nur aus wenigen Fasern besteht, entspringt nahe der Basis vom dorsocranial aufsteigenden Arm der Furca. Er inseriert lateral an der Basis des Coxalfortsatzes in der Nähe des coxotrochantinalen Gelenkes. Der *M. furca-trochanteralis* verläuft unter dem *M. furca-coxalis ant.* (M 44; Abb. 41). Die Funktion dieses äußerst feinen Muskels liegt vermutlich in der Propriozeption.

BAEHR (*Priac.*): 47; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — MATSUDA: s-tr 1.

4.2.2.6. Coxotrochanterale Muskulatur (Abb. 37)

M 53; *M. coxa-trochanteralis medialis*:

M 54; *M. coxa-trochanteralis lateralis*:

Diese beiden Muskeln entsprechen was Ursprung, Insertion und Funktion anbelangt jenen der Vorderhüfte.

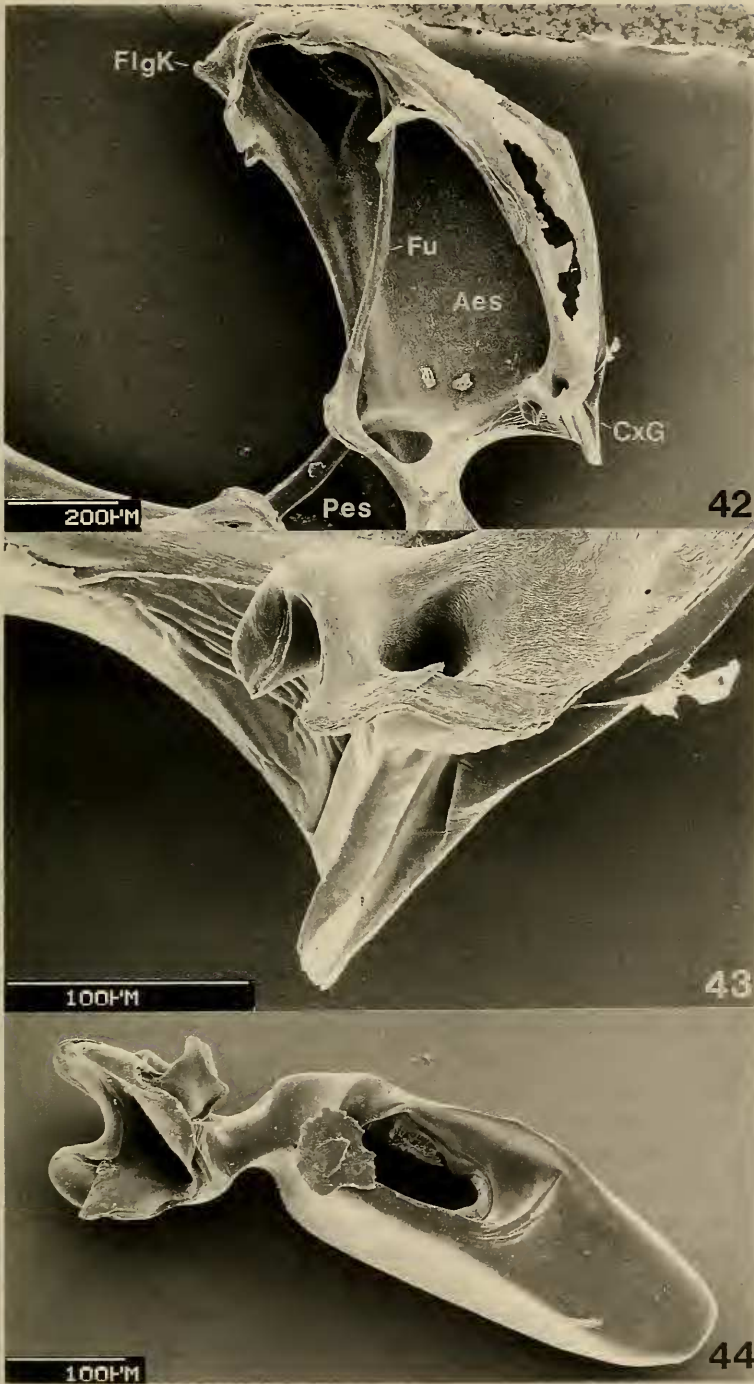


Abb. 42–44. *N. laevis*, Meso- und Metathorax, Skelet. – 42. Mesothorax, Innenansicht auf die rechte Thoraxhälfte; das schwächer sklerotisierte Epimerum ist bei der Präparation zerbrochen; – 43. Mesothorax, Ausschnitt aus Abb. 42; pleurales Hüftgelenk; – 44. Metathorax, rechter Trochanter, laterale „Aufsicht“.

4.3. Metathorax

4.3.1. Skelet (Abb. 45 bis 53)

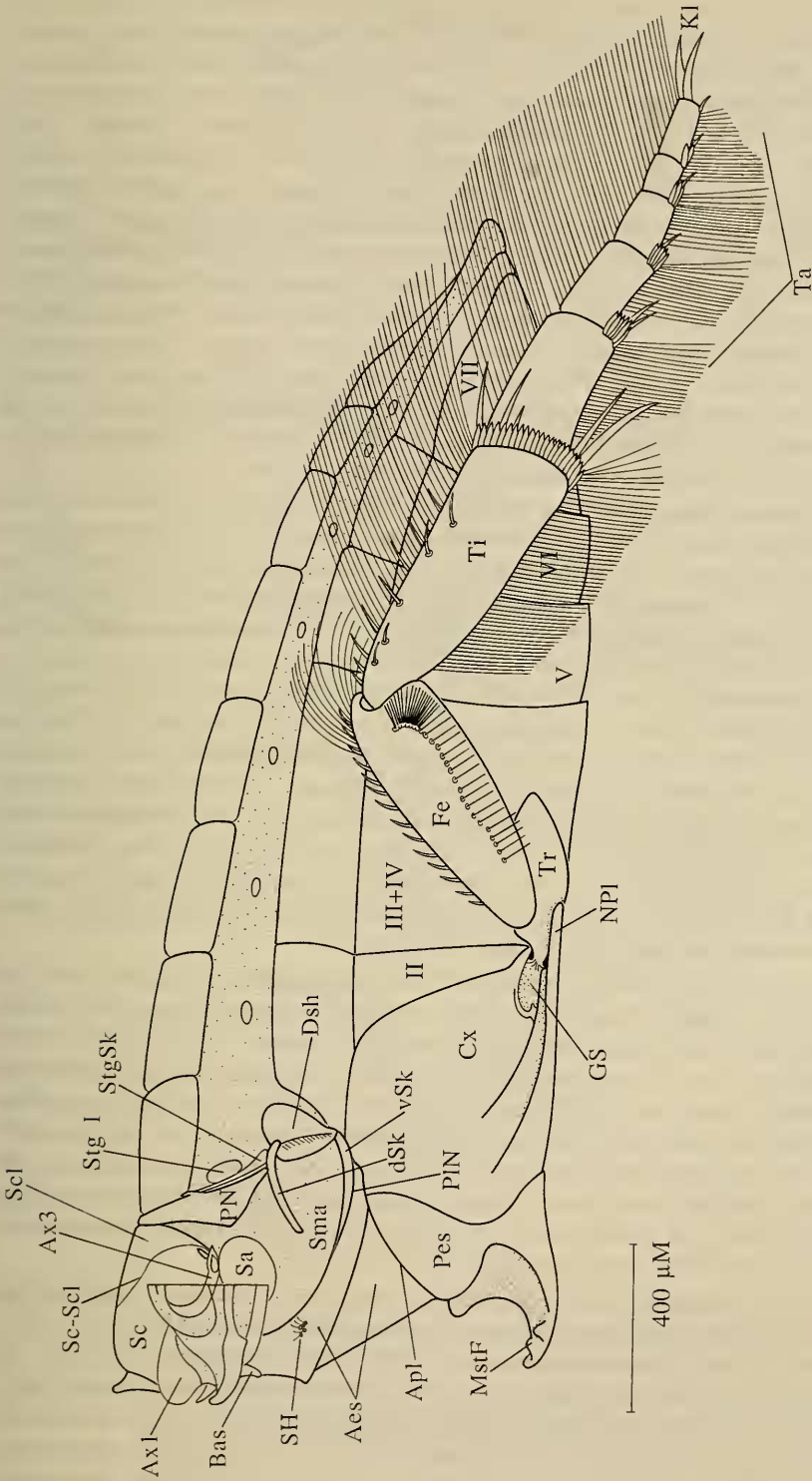
Von den drei Brustsegmenten ist der Metathorax das größte und das breiteste; er übertrifft an Größe Pro- und Mesothorax zusammen. Der Metathorax ist nach vorn geneigt, so daß die ventrale Körperwand etwas hinter dem Tergum liegt. Das Tergum und der überwiegende Teil der pleuralen Körperwand sind von den Elytren bedeckt. Die ventrale Körperbedeckung besteht vor allem aus den plattenartig ausgedehnten Hinterhüften, dem Praepisternum und dem ventralen Teil des Anepisternum (Abb. 50). Die median verwachsenen Hinterhüften bilden zusammen mit dem Praepisternum in der Mitte die für die Familie der Noteridae kennzeichnende Noteridenplattform (siehe unten).

An dem in seinem Grundriß nahezu rechteckigen Tergum (Abb. 46, 47) sind das Mesophragma (Acrotergit; Ph II), Praescutum (Psc), Scutum (Sc), Scutellum (Scl) und Postnotum (PN) gut zu unterscheiden. Die flugfähigen Tiere mit kompletter Flugmuskelausstattung weisen am Postnotum ein stark sklerotisiertes, paariges Metaphragma auf (siehe unten). Das Tergum ist bei den flugfähigen Tieren deutlich länger als bei den Exemplaren mit reduzierter Flugmuskulatur (cf. Abb. 46 und Abb. 47). Die Praescuto-scutalnaht (Psc-Sc) trennt das nach ventral abgewinkelte Praescutum vom Scutum. Ventral vom Praescutum bildet das Acrotergit an der Antecostalnaht (Anc) nach innen das paarige Mesophragma. Das Mesophragma ist immer vorhanden. Allerdings ist es bei jenen Tieren mit reduzierter Flugmuskulatur deutlich schwächer. Die „anterolateral scutal suture“ (MATSUDA, 1970; AS) trennt den großen, dreieckigen vorderen Alarfortsatz (vAl) vom Scutum. Davor liegt in der Intersegmentalmembran das kappenförmige Praealarsklerit („muscle disc“, CAMPAU 1940; PrSk; Abb. 54, 56). Der hintere Alarfortsatz (hAl) hingegen ist schmal, weist leicht bogenförmig nach cranial und ist am distalen Ende etwas verbreitert. Vor dem vorderen Alarfortsatz liegt der gut zu erkennende „postmedian notal wing process“ (MATSUDA, 1970; PnP).

Das Scutellum (Abb. 46, 47) schiebt sich keilförmig von caudal zwischen das Scutum und unterteilt es in zwei unvollständig getrennte, gewölbte Schalen. Die Scuto-scutellarnaht (Sc-Scl), die das Scutum von dem Scutellum trennt, ist gut zu erkennen. In der Mitte zwischen den beiden Schalen begrenzen die Alacristae (Alc; CRAMPTON, 1918) eine Einsenkung, die den Analrand der Elytren in Ruhestellung aufnimmt. Die Scutoscutellarnaht unterteilt diese Einsenkung in einen scutalen cranialen und einen scutellaren caudalen Anteil (gestrichelte Linie in Abb. 46). Vor der Einsenkung liegt ein halbmondförmiger semimembranöser Bezirk.

Die mediocranialwärts konvergierende Scuto-scutellarnaht bildet im Inneren eine kräftige Leiste (Sc-Scl; Abb. 47). Cranial wird sie durch eine parallel zur Praescuto-scutalnaht verlaufende Leiste („transscutal suture“, CRAMPTON, 1918: „intrascutal suture“, CAMPAU 1940: is; Abb. 47) verstärkt. Diese beiden Leisten verleihen an ihrer Verschmelzungsstelle dem cranialen Boden der Einsenkung eine große Festigkeit. Caudolateral läuft das Scutellum als schmales Band hinter dem hinteren Alarfortsatz aus.

Den caudalen Abschluß des Tergum bildet das spangenförmige Postnotum (PN). Seitlich ist es mit dem Scutellum verwachsen, median durch einen semimembranösen Bereich von ihm getrennt (mB; Abb. 46, 47). Lateral ist das Postnotum ventrad heruntergezogen und reicht an das „dome-shaped sclerite“ (LARSÉN, 1966: Dsh;



45

Abb. 45. *N. laevis*, ♂, Metathorax, Hinterextremitäten und Abdomen; Seitenansicht. Dorsal- und Ventralseite bei der Präparation künstlich auseinandergezogen. Flügel hinter der Flügelbasis abgeschnitten. Bein stark gestreckt. Abdominalsegmente mit römischen Zahlen durchnummeriert.

Abb. 45, 54). Nur bei den Tieren mit voller Flugmuskelausstattung (4 Exemplare aus 153 untersuchten Individuen) ist am Postnotum ein paariges, großes Metaphragma zu erkennen (Ph III; Abb. 47). Es ist um ca. 45° nach caudoventral abgewinkelt.

Die Anapleuralnaht (Apl) trennt das Praeepisternum (Pes) vom Anepisternum (Aes; Abb. 45, 50, 54). Die „discriminal line“ oder „discrimen“ (FERRIS, 1940, CAMPAU 1940: dL; Abb. 50) teilt das Praeepisternum in zwei spiegelbildsymmetrische Hälften. Cranial reicht die „discriminal line“ („median longitudinal suture“; MATSUDA, 1970) nicht ganz bis in die Spitze des Metasternalfortsatzes, caudal schließt sie an die äußeren Verwachsungsnähte der medialen Wände der Metacoxae an. Im Inneren entspricht ihr die gut sklerotisierte „median ridge“ (LARSÉN, 1966: mr; Abb. 54), die an das Intercoxalseptum angrenzt. Nach FERRIS (1940) handelt es sich bei der „median ridge“ um den Zusammenschluß der Subcoxae. Transversalnaht und „transverse ridge“ (EVANS, 1976) sind nicht vorhanden und damit auch kein abgrenzbares Katepisternum. Die lateralen Ecken des Praeepisternum stoßen an die Elytren, von denen sie ein Stück bedeckt werden. Cranial bildet das Praeepisternum die hinteren Wände der Mesocoxalhöhlen (MH; Abb. 51, 54).

An das Praeepisternum schließen caudal die ausgedehnten Hinterhüften an. Die äußere Lamelle („exterior lamina of posterior coxa“; SHARP, 1882; aL) und die innere Lamelle („internal lamina“; iL; Abb. 50) der Hinterhüften erzeugen die für alle Noteridae (inklusive *Phreatodytes*) charakteristische Noteridenplattform. Die Innenlamelle ist der ganzen Länge nach plattenförmig von der Außenlamelle abgehoben, so daß die Innenlamelle und die Außenlamelle in verschiedenen Ebenen liegen. Cranial ist die Noteridenplattform auf das Praeepisternum ausgedehnt; sie geht vorn in den Metasternalfortsatz über. Der Metasternalfortsatz (MstF; Abb. 45, 50, 51) bildet den caudalen Teil des komplizierten Pro-Meso-Metasternalkontaktes. Die Spitze des Prosternalfortsatzes überragt das etwas nach oben gebogene vordere Ende des Metasternalfortsatzes (Abb. 3). Der Metasternalfortsatz ist an der Überlappungsstelle mit einer kleinen Gelenkpfanne (GP; Abb. 50) versehen, in die ein entsprechender Gelenkfortsatz (GF; Abb. 22) auf der Dorsalseite des Prosternalfortsatzes eingreift. Seitlich wird der Pro-Meso-Metasternalkontakt durch die gabelförmige Umklammerung des Mesosternum zusätzlich gesichert (Abb. 3).

Median sind die Hinterhüften zu einem hohen Intercoxalseptum (ICxS; Abb. 54) verwachsen. Der dorsale Rand des dünnen, schwach sklerotisierten Intercoxalseptum trägt eine Plattform (Carriage; F. BALFOUR-BROWNE, 1961), von der die Furca entspringt. Diese Furcaplattform (FuPa; Abb. 51) überragt den Vorderrand des senkrechten Anteils des Intercoxalseptum. Der Stamm der großen, gegabelten Furca (Fu), die im hinteren Drittel der Furcaplattform entspringt, ist dorsocranialwärts ausgerichtet. Kurz vor dem vorderen Foramen des Metathorax teilt sich die Furca in zwei einfache, abgeflachte Arme, welche zunächst lateralwärts und dann caudalwärts ziehen. Die Arme sind mit den hinteren Coxalfortsätzen der caudalen Wände der Hinterhüften verwachsen (hCxS; Abb. 51, 54).

Die hinteren, senkrecht in das Körperlumen ragenden Coxalwände sind halb so hoch wie das Intercoxalseptum. An den anterolateralen Ecken der Metacoxae ist je ein kräftiger, dorsocranialwärts gerichteter vorderer Coxalfortsatz (vCxS; Abb. 51, 54) ausgebildet. Von dem anterolateralen Coxalfortsatz verläuft die vordere Hüftwand im leichten Bogen zum paramedianen Winkel („paramedian angle of the anterior metacoxal walls“; BEUTEL & ROUHGLE, 1987). Am paramedianen Winkel (PaW; Abb. 50, 51) – die Stelle, an der die vordere Hinterhüftwand den Mesocoxal-

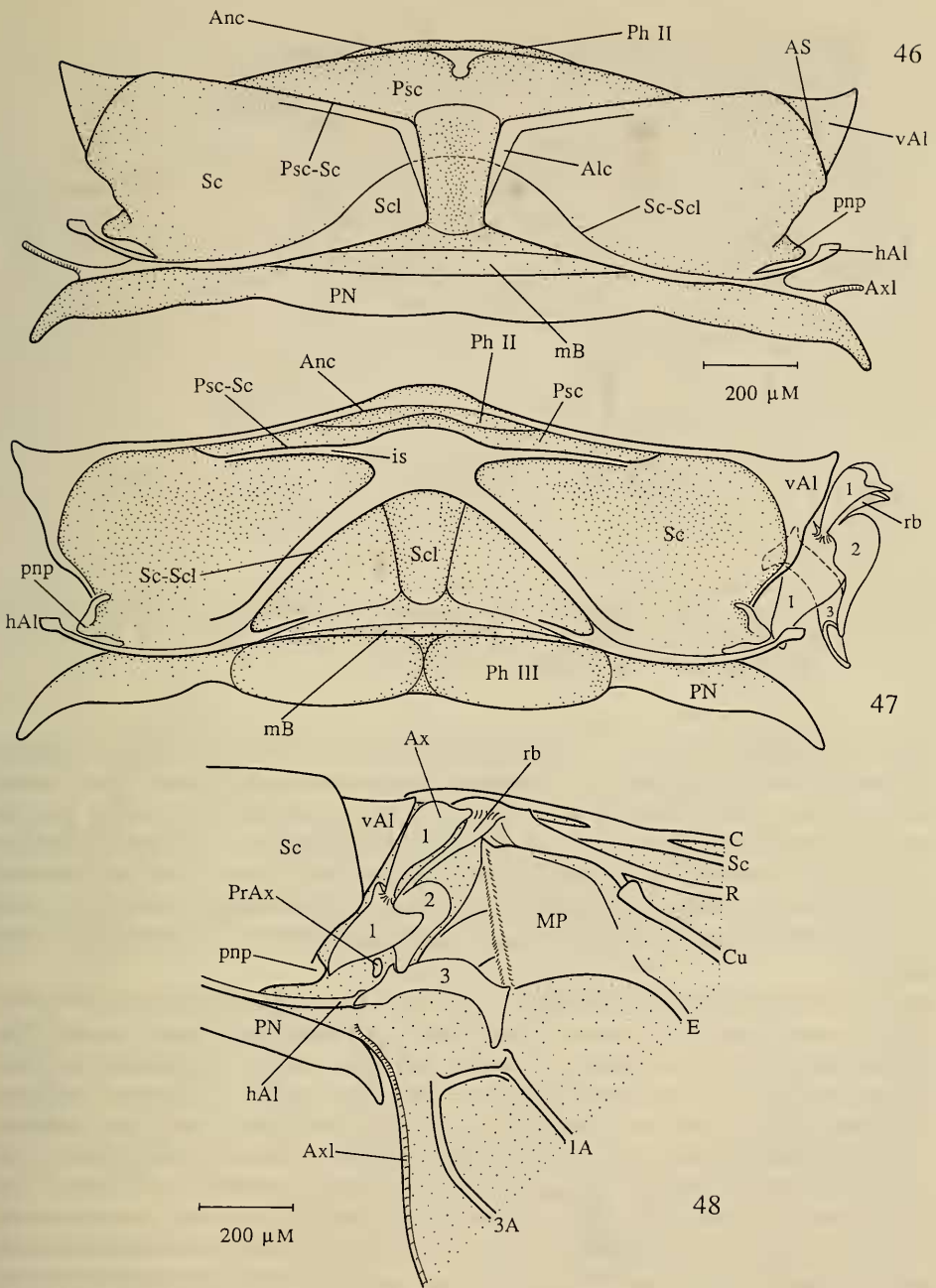
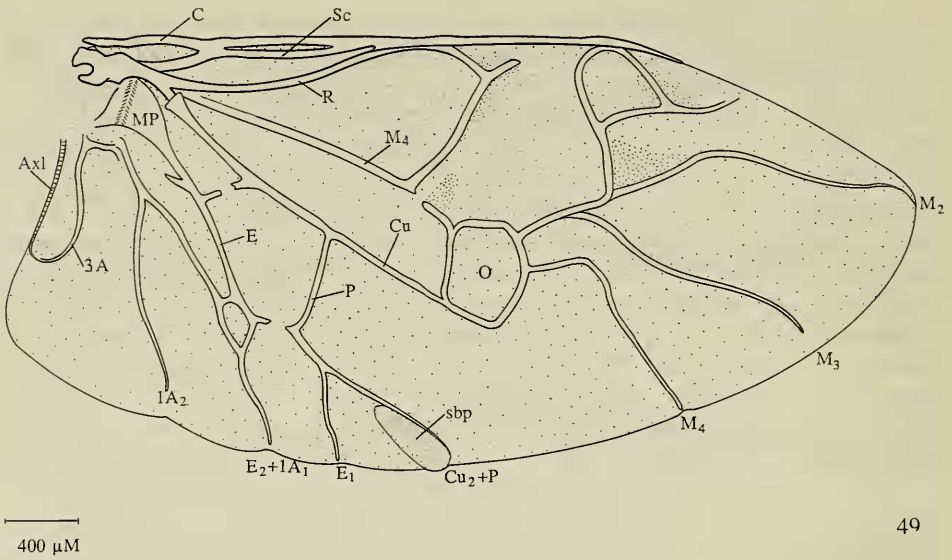


Abb. 46–48. *N. laevis*, Metanotum. – 46. Dorsalansicht, Tier ohne Flugmuskulatur (ohne Metaphragma); die gestrichelte Linie zeigt den an dieser Stelle von außen nicht erkennbaren Verlauf der Scuto-scutellarnah; – 47. Ventralansicht, Tier mit Flugmuskulatur (mit Metaphragma); Axillaria (in Ruhestellung) durchnummeriert, Flügel abpräpariert; – 48. Dorsalansicht, Ausschnitt; Axillaria (durchnummeriert) bei gespreiztem Flügel; Nomenklatur des Flügelgeäders siehe Abb. 49.



49

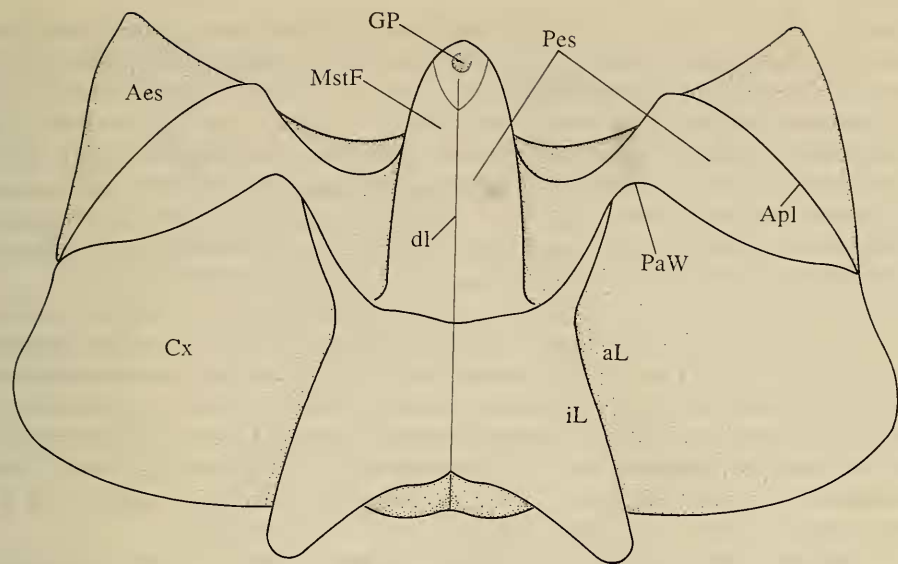
Abb. 49. *N. laevis*, Flügel, entfaltet. – Nomenklatur des Geäders nach WARD (1979): A Anal Vein; – C Costa; – Cu Cubitus; – E Empusal Vein; – M Media; – O Oblongum cell; – R Radius; – Sc Subcosta.

höhlen am nächsten kommt – bildet die vordere Coxalwand ein kräftiges, längliches Apodem (CxA). An die laterale Coxalwand grenzt das ventrale Sklerit des Metepimerum (siehe unten). Entlang der Grenze zwischen äußerer und innerer Lamelle zeigt die ventrale Wand der Coxa im Inneren eine Falte (CxFa; Abb. 51), die caudal in der coxotrochanteralen Gelenkhöhle ausläuft. An der Falte befindet sich oberhalb vom Coxotrochantergelenk ein kleines rinnenförmiges Gebilde (Abb. 51, 57), das einer der Sehnen der coxotrochanteralen Muskulatur (M 87a, b) als Führungsrinne dient.

Die großflächige Trochantersehne (TrS; Abb. 51, 53) ist ligamentös mit dem dorsalen Fortsatz des in der coxotrochanteralen Gelenkhöhle gelegenen, runden Trochanterkopfes (TrK) verbunden. Caudal weist die flache Trochantersehne eine Incisur (Inc) auf, die sie in eine dorsale und eine ventrale Fläche unterteilt. Der dorsale Teil überdacht den ventralen Teil der Sehne, so daß eine Crista (Crt) entsteht.

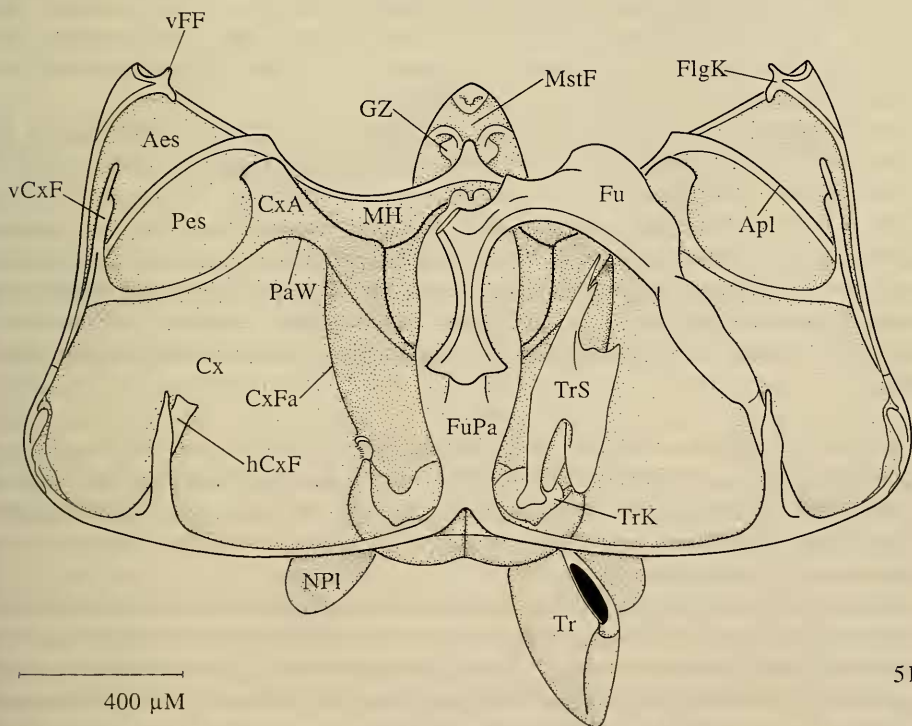
Der abgeflachte, längliche hintere (äußere) Teil des Trochanter ist um etwa 30° gegenüber dem im Inneren gelegenen Trochanterkopf verdreht (Abb. 44, 51, 52). Der äußere Teil des Trochanter und der Trochanterkopf sind durch einen engen, schräg versetzten Hals verbunden. Am Trochanterkopf erheben sich dorsal und ventral je ein kräftiger Fortsatz. An der Basis des ventralen Trochanterkopffortsatzes – lateral von der coxotrochanteralen Membran – stehen in einer unregelmäßigen Doppelreihe acht bis neun äußerst feine Sinneshaare (HS; Abb. 52). Der Trochanterhals ist in den Gelenkschlitz der Metacoxa eingelassen (GS; Abb. 45).

Die Pleuralnaht (PLN; Abb. 45), der im Inneren eine niedrige Pleuralleiste entspricht (Abb. 54), gliedert die pleurale Wand in episternale und epimerale Anteile. Cranial bildet die Pleuralleiste (PIL) den pleuralen Flügelgelenkkopf (FlgK; Abb. 54). Das laterocraniale Sklerit der pleuralen Wand, das Anepisternum



400 μm

50



400 μm

51

Abb. 50–51. *N. laevis*, Metathorax, Skelet. – 50. Ventralansicht, Trochanter herauspräpariert; – 51. Dorsale Ansicht bei abpräpariertem Metanotum; linke Körperseite: Furca abpräpariert, Trochanter und Trochantersehne herauspräpariert.

(CAMPANU, 1940; MATSUDA, 1970) hat annähernd die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes (Aes, Abb. 45, 50, 51, 54). Unterhalb des pleuralen Flügelgelenkkopfes weist das Anepisternum einen Fortsatz (FF; Abb. 54) auf, der mit dem cranialen Teil des Basalare artikuliert (siehe unten). Der dorsale Teil des Anepisternum ist von den geschlossenen Elytren bedeckt; der ventrale Teil ist am Lateralrand der Elytren zur Körpermitte hin um annähernd 90° abgewinkelt und an der Bildung der ventralen Körperwand des Metathorax beteiligt. Cranial, unterhalb des dorsalen Anepisternumrandes steht dicht zusammengedrängt, von den geschlossenen Elytren bedeckt, ein Büschel von neun bis zehn sehr feinen Sinneshaaren (SH; Abb. 45).

Das hinter der Pleuralnaht gelegene Epimerum gliedert sich nach den Angaben von LARSÉN (1966) in das schmale „ventral sclerite“ (vSk), das ebenfalls schmale „dorsal sclerite“ (dSk) und in die dazwischen gelegene, breitere „semimembranous area“ (Sma; Abb. 45, 54). Der halbmembranöse Bezirk ist ventral eingewölbt. In diese Einwölbung rasten die Epipleuren der geschlossenen Elytren ein. Der Hinter- rand des dorsalen Sklerites ist mit dem herzförmigen „dome-shaped sclerite“ (Dsh) verwachsen. Wie das dorsal davon gelegene Stigmensklerit (StgSk) gehört auch das „dome-shaped sclerite“ zum Abdomen.

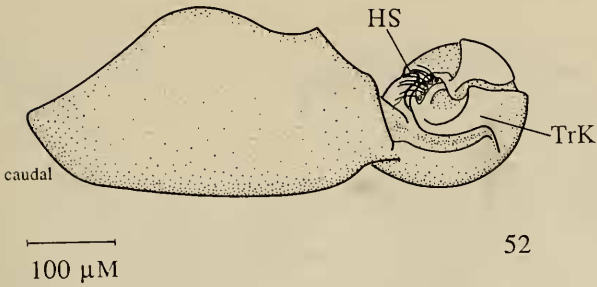
Das Basalare (Bas) ist durch ein Ligament mit einer großflächigen Sehnenkappe („basalar disc“ LARSÉN, 1966: MBas; Abb. 54) verbunden. An der Anheftungsstelle des Ligamentes (Lig), etwa in der Mitte, ist die nahezu runde Sehnenkappe zugespitzt. Der wannenförmige obere Teil des Basalare artikuliert cranial mit dem Vorderrand des Flügelgäders, caudal mit dem Fortsatz des Flügelgelenkkopfes (Abb. 54). Der untere Teil des Basalare ist gestielt; er liegt basal in einer kleinen Ausbuchtung des vorderen Randes des Anepisternum.

Das in seinem Umfang stark variierende Subalare (Sa; Abb. 45, 54) liegt in der Membran zwischen Tergum und pleuraler Wand. Es ist rundlich-oval, die Größe variiert bis zur Reduktion auf ein Drittel des ursprünglichen Umfanges. Bei den Tieren mit voller Muskelausstattung zeigt die dorsal und die cranial an das Subalare angrenzende Membran zusätzlich eine Tendenz zur Sklerotisation. Die stärkste Reduktionserscheinung am Subalare zeigen die brachypteren Tiere. Das Subalare ist immer ligamentös mit dem hinteren Alarfortsatz und dem caudalen Ende des Axillare III verbunden. Die Abbildungen 45 und 54 zeigen ein normal entwickeltes Subalare.

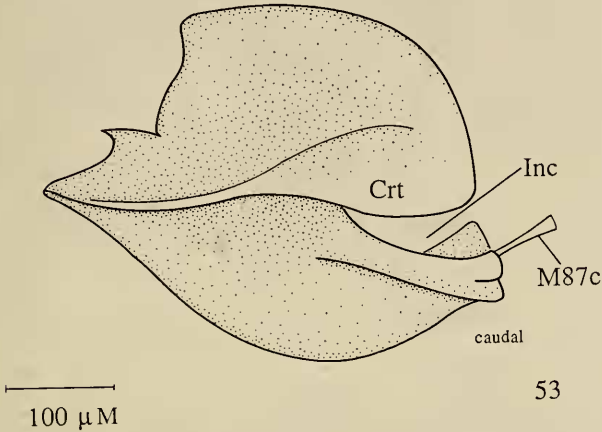
Wie im Mesothorax sind drei Axillaria vorhanden (Abb. 47, 48, 54): Axillare I (Ax 1) ist hantelförmig und erscheint dadurch zweigeteilt. Cranial ist es etwas stärker sklerotisiert und nach ventral abgebogen, wo es mit der Flügelbasis artikuliert. Medial gelenkt es mit dem vorderen Alarfortsatz, caudal mit dem „post median notal wing process“.

Axillare II (Ax 2) gelenkt medial mittels eines Sattelgelenkes mit dem Axillare I. Cranial ist es durch die „radial bridge“ (MATSUDA, 1970: rb) mit dem verdickten Vorderende des Radius verbunden. Distal grenzt es an die gut ausgebildete, durch die Analfalte des Flügels zweigeteilte Mittelplatte (MP; Abb. 48, 49). Die ventrale Fläche des Axillare II liegt dem pleuralen Flügelgelenkkopf auf und ist somit das „wichtigste Mittelgelenkstück“ (RÜSCHKAMP, 1927).

Axillare III (Ax 3) artikuliert proximal mit der nach caudal ausgezogenen Spitze des Axillare II. Es ist sichelmondförmig und innen hohl. Es kann mit einem gekrümmten Rohr verglichen werden, dessen Enden schräge abgeschnitten sind.



52



53

Abb. 52–53. *N. laevis*, Metathorax, Skelet. — 52. Trochanter, rechts, von ventral; — 53. Trochantersehne, links, von lateral.

Distal grenzt das Axillare III an die Mittelplatte, proximal gelenkt es mit dem hinteren Alarfortsatz und ist ligamentös mit dem Subalare verbunden.

Zwischen dem ersten und zweiten Axillare liegt das kleine Praeaxillarsklerit (PrAx; Abb. 48, 54). Das Axillarligament (Axl; 46, 48, 49) verbindet den Hinterrand des Flügels mit dem Metanotum. Von allen untersuchten *N. laevis* (153 Exemplare) zeigten nur vier Tiere Reduktionserscheinungen an den Alae; darunter ein brachypteres Exemplar und drei Exemplare, bei denen die Flügel im apicalen Bereich eine deutliche Degeneration aufweisen. Der voll entwickelte Flügel weist ein breites, gut ausgebildetes Oblongum (O; Abb. 49) und medial am Hinterrand ein längliches, parallelogrammförmiges Katastigma auf („sub-cubital binding patch“, HAMMOND, 1979; sbp, Abb. 49). Die von JACKSON (1973) in England untersuchten 180 *N. clavicornis* besitzen alle gut entwickelte Alae, meistens aber degenerierte Flugmuskeln; drei der Exemplare besaßen eine gut ausgebildete Flugmuskulatur (alle drei Exemplare aus Süd-England). Hingegen sind alle von JACKSON (1952, 1956a, b, 1973) untersuchten *N. crassicornis* (90 Exemplare, überwiegend aus dem nördlichen England) brachypter. Ebenso waren nahezu alle 129 aus Dänemark stammenden *N. crassicornis* brachypter (cf. JACKSON, 1973). Erwähnt werden soll, daß JACKSON in ihrer Arbeit von 1952 für *N. clavicornis*: *N. capricornis* und für *N. crassicornis*: *N. clavicornis* schreibt. Hingegen in den Arbeiten von 1956a, b und 1973 finden von JACKSON die „auf dem Kontinent“ üblichen Bezeichnungen für die einheimischen

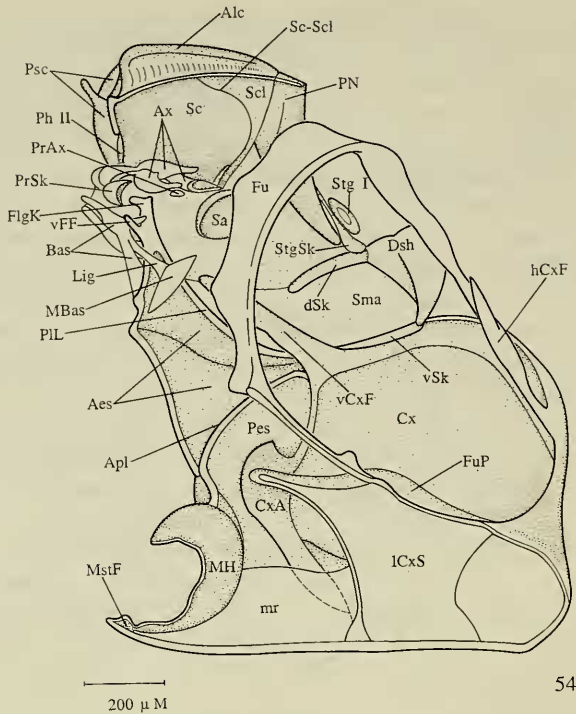


Abb. 54. *N. laevis*, Metathorax, Skelet, Medianansicht; Metanotum bei der Präparation künstlich nach lateral abgekippt.

Noterus-Arten Verwendung (cf. JACKSON, 1956b). Alle in der Nähe von Tübingen gefangenen *N. crassicornis* besitzen beachtenswerterweise voll ausgebildete Flügel. Bei *N. laevis* überwiegt zwar die Reduktion der Flugmuskulatur (vier Tiere mit voll entwickelten Flugmuskeln), jedoch finden sich nebenbei Tiere mit brachypteren Flügeln oder mit Flügeln, die Degenerationserscheinungen zeigen.

Von den drei Beinpaaren sind die stark abgeflachten Hinterbeine am besten an das Schwimmen angepaßt (Abb. 45). Tibia (Ti) und Tarsus (Ta) sind bei beiden Geschlechtern dorsal und ventral mit einem Saum sehr dichter Schwimmhaare versehen. Ventral sind die Schwimmhaare etwas kürzer und beim Weibchen zudem weniger dicht.

Die ventrale Vorderkante des Femur überdacht die Tibia, wenn diese stark gebeugt ist. Dorsal trägt das Femur eine verstreute Reihe feiner Dornen und weist vor der Einlenkung der Tibia einen kurzen Saum mittellanger Schwimmhaare auf. An der vorderen Fläche zeigt das Femur median eine Reihe mittellanger, feiner Setae, die sich distal stark verdichten. Sie stehen beim Männchen wesentlich dichter als beim Weibchen (Abb. 62).

Die Metatibia ist beim Weibchen dorsal und ventral bedornt. Beim Männchen ist nur dorsal eine zweireihige Bedornung zu erkennen. Vor der Einlenkung des ersten Tarsomer sind an der Tibia dorsal zwei mittlere und ein kleinerer Endsporn, ventral zwei lange, kräftige Endsporne ausgebildet. Wie an den Beinen des Pro- und des Mesothorax werden die tibialen Endsporne an der Basis von einer geschlossenen Reihe stark abgeflachter, kürzerer Dorne bedeckt.

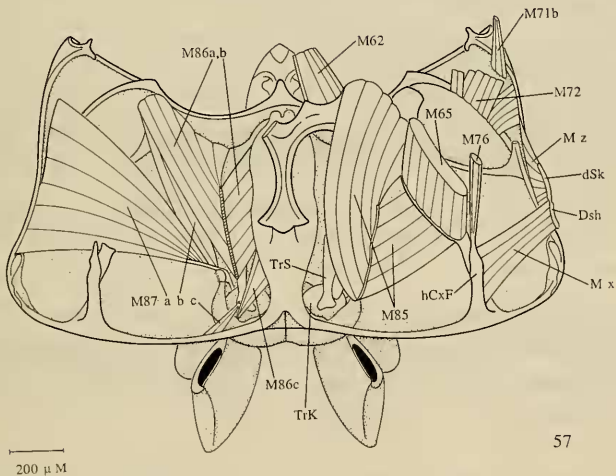
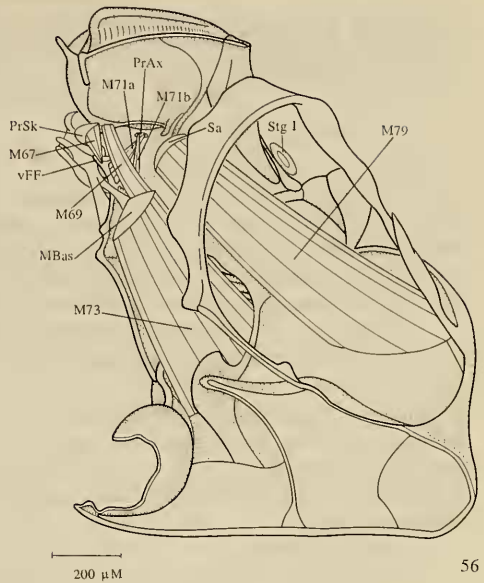
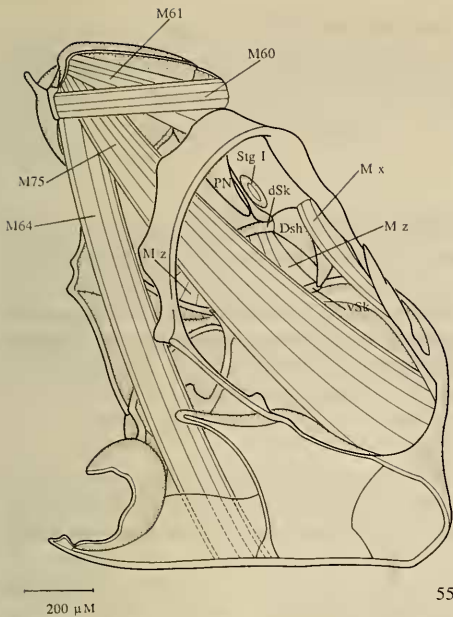


Abb. 55–57. *N. laevis*, Metathorax, Muskulatur. — 55. Muskulatur von median, Ansatz des *M. dorsoventralis prim.* durchscheinend gezeichnet; — 56. Muskulatur von median, innere Schicht abpräpariert; — 57. Muskulatur von dorsal, rechts ist die Furca abpräpariert, die Trochantersehne in Höhe der Incissur abgetrennt.

Die Tarsen tragen ventrodistal an den ersten vier Tarsomeren eine unterschiedliche Anzahl abgeflachter, kurzer Dorne, die einen oder zwei kleinere Sporne überdecken. Die unterschiedlichen Längen der Tarsomeren ist in Abbildung 45 wiedergegeben. Der Distitarsus trägt zwei große Endklauen.

4.3.2. Muskulatur (Abb. 55, 56, 57)

Die mit * versehenen Muskeln finden sich nur bei den Tieren mit voller Flugmuskelausstattung.

4.3.2.1. Dorsale Muskulatur (Abb. 55)

***M 60; M. metanoti primus:**

Ein breiter, kräftiger Muskel, der beiderseits der Medianlinie vom Mesophragma sowie von den anschließenden cranialen Teilen des Praescutum entspringt. Er inseriert am Metaphragma. Dieser indirekte Flugmuskel senkt den Flügel.

BAEHR (*Priac.*): 50; — LARSÉN: Bei allen Adephaga mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — TIETZE: M. metaphragmo-mesophragmalis. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amphizoa*): degeneriert; — (*Trachypachus*): degeneriert; — BEUTEL (*Omoglymmius hamatus*): degeneriert; — MATSUDA: t-14.

***M 61; M. metanoti secundus:**

Der diagonal verlaufende Muskel entspringt nahe der „intrascutal suture“ des Scutum, dorso-lateral des M. metanoti prim. (M 60). Der M. metanoti sec. setzt nicht wie üblich am Metaphragma an, sondern an dem lateral anschließenden Postnotum. Der M. metanoti secundus hebt den Flügel.

BAEHR (*Priac.*): 51; — LARSÉN: Bei allen Adephaga mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — TIETZE: metaphragmo-metanotalis. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): degeneriert; — (*Trachy.*): degeneriert; — BEUTEL (*Omogl.*): degeneriert; — MATSUDA: t-12.

4.3.2.2. Ventrale Muskulatur (Abb. 55, 57)

M 62; M. metasterni primus:

Entspringt cranial an der Metafurca, kurz nach deren Aufgabelung und zieht nach vorn zum dorsocranial aufsteigenden Ast der Mesofurca. Der M. metasterni prim. hält Meso- und Metathorax zusammen.

BAEHR (*Priac.*): 52; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: s-13.

M 63; M. metasterni secundus:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 53; — LARSÉN: Bei *Haliplus* und den meisten Carabidae vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — BEUTEL (*Amph.*): -; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): -; — MATSUDA: s-12.

***M 64; M. dorsoventralis primus:**

Dieser lange, schlanke Muskel entspringt lateral von der „median ridge“ am Praeepisternum. Der M. dorsoventralis prim. setzt laterocranial am Metascutum an, lateral des M. noto-coxalis ant. (M 75). Der cranial von der Furca verlaufende indirekte Flugmuskel hebt den Flügel.

BAEHR (*Priac.*): 55; — LARSÉN: Bei allen Adephaga mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — TIETZE: M. basisterno-metanotalis. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): -; — (*Trachy.*): -; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-s 3.

M 65; M. dorsoventralis secundus:

Der kurze, kräftige Muskel entspringt caudodorsal von den lateralen Furcaarmen und setzt etwas gefächert paramedian am Postnotum an. Er stabilisiert die Furca und das Postnotum (LARSÉN, 1966). Nebenbei nimmt der M. dorsoventralis sec. Einfluß auf die Flügelbewegung.

BAEHR (*Priac.*): 62; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephaga *Cychnus*, *Carabus*, *Brosicus*, *Haliplus* und den Gyrinidae. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): -; — (*Trachy.*): -; — BEUTEL (*Omogl.*): -; — MATSUDA: t-s 1.

M 66; M. dorsoventralis tertius:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 63. — LARSÉN: Vorhanden bei *Platambus maculatus*, *Ilybius fuliginosus*, *Acilius sulcatus* und *Dytiscus marginalis*. — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Amph.*): —; — (*Trachy.*): —; — BEUTEL (*Omogl.*): —; — MATSUDA: t-s 1.

4.3.2.3. Laterale Muskulatur (Abb. 55, 56, 57)

M 67; M. pleura-praealaris:

Von der konkaven Innenfläche des kleinen Praealarsklerites entspringend, inseriert der kleine Muskel mittels einer kurzen, relativ kräftigen Sehne ventral an dem Fortsatz des Flügelgelenkkopfes des Anepisternum. Der cranial des M. noto-basalaris (M 69) verlaufende Muskel soll den pleuralen Flügelgelenkkopf nach innen ziehen (LARSÉN, 1966).

BAEHR (*Priac.*): 58; — LARSÉN: Fehlt bei den Adephega mit stark reduziertem Flugapparat. — TIETZE: M. praescuto-metapleuris; — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-p 4.

M 68; M. noto-pleuralis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 59. — LARSÉN: Nur bei frisch geschlüpften Exemplaren von *Carabus granulatus*. — BEUTEL (*Omogl.*): —; — MATSUDA: t-p 12 oder 15.

M 69; M. noto-basalaris:

Ein relativ kurzer Muskel, der vom medialen Rand des vorderen Alarfortsatzes, lateral der „anterolateral scutal suture“ entspringt. Der Muskel verläuft caudal des M. pleura-praealaris (M 67) an den oberen Rand der Sehnenkappe des Basalare. Dieser kleine, wichtige direkte Flugmuskel löst in Interaktion mit dem M. sterno-basalaris (M 73) das Sperrgelenk des Flügels.

BAEHR (*Priac.*): 57; — LARSÉN: Bei allen Adephega mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Cicindelidae und den Orectochilinae. — TIETZE: M. praealoro-basalaris. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-p 8.

M 70; M. epimero-subalaris:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 66; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega außer *Aulonogyrus abdominalis*. — TIETZE: M. metacondylo-subalaris. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-p 5.

M 71a und b; M. pleuro-alaris a, b.

Der kurze epimerale Teil a entspringt an der Pleuralleiste, posteroventral des Flügelgelenkkopffortsatzes. Der sternale Teil b ist erheblich länger und entspringt am cranialen Anepisternum, dorsal des M. sterno-episternalis (M 72; Abb. 57). Beide Anteile setzen — sich überkreuzend — am Praeaxillarsklerit an (Abb. 56). Der M. pleuro-alaris bewirkt in Interaktion mit dem Axillare III die Faltung des Flügels entlang der Plica basalis, der Plica vannalis und der Plica jugalis (LARSÉN, 1966).

BAEHR (*Priac.*): Zwei getrennte Muskeln: 60 und 61. Der epimerale Muskel 60 inseriert am Cranialrand des Axillare III; 61 an dem kleinen Praealarsklerit. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephega mit gutentwickeltem Flugapparat außer *Orectogyrus ornatus* und *Gyretes zimmermanni*; teilweise dreiteilig. — TIETZE: M. metapleuro-mesopteralis anterior et posterior. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +, einteilig; — MATSUDA: t-p 13 und t-p 14.

M 72; M. sterno-episternalis:

Dieser flache, breite Muskel entspringt vom lateralen Rand des Praeepisternum, an der Ana-

pleuralnaht; er inseriert stufenweise bis zur Unterseite der Pleuralleiste (Abb. 57). Die Funktion des Muskels ist nicht klar.

BAEHR (*Priac.*): 64; — LARSÉN: Vorhanden bei *Haliplus*, *Dineutes*, *Orectochilus*, *Orectogyrus* und *Gyretes*. — BEUTEL (*Hygr.*): —; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): —; — BEUTEL (*Omogl.*): —; — MATSUDA: p 1.

*M 73; M. sterno-basalaris:

Der kräftige Muskel entspringt breit vom lateralen Flügel des Praepisternum und inseriert an der ventralen Fläche der Sehnenscheibe des Basalare. Der M. sterno-basalaris ist Pronator und Depressor des Flügels.

BAEHR (*Priac.*): 65; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga außer den Gyrinidae. — TIETZE: M. metatrochantino-basalaris (zusammen mit dem M. coxa-basalaris; M 78). — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): degeneriert; — (*Trachy.*): degeneriert; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: p 3.

4.3.2.4. Muskulatur des Beines (Abb. 55, 56, 57)

M 74; M. noto-trochantinalis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 69. — Fehlt allen weiteren bisher untersuchten Adephaga. — MATSUDA: t-ti (cx) 1 und 2.

*M 75; M. noto-coxalis anterior:

Ein sehr kräftiger Muskel, der zwischen dem M. dorsoventralis prim. (M 64) und dem M. metanoti sec. (M 61) vom lateralen Scutum entspringt. Er setzt breit mediocaudal an der ventralen Innenfläche der Coxa an. Der ursprüngliche Beinmuskel hebt den Flügel, indem er das Tergum herunterzieht.

BAEHR (*Priac.*): 70; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga außer den Gyrinidae. — TIETZE: M. basicoxo-metanotalis. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): degeneriert; — (*Trachy.*): degeneriert; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-ti (cx) 3.

M 76; M. noto-coxalis posterior:

Dieser relativ schwache Muskel entspringt caudal des M. noto-coxalis ant. (M 75) posterolateral am Scutum, er inseriert mittels einer kurzen Sehne am hinteren Coxalfortsatz. Nach BEUTEL (1986) nimmt der M. noto-coxalis post. einen gewissen Einfluß auf die Flügelbewegung.

BAEHR (*Priac.*): 71; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — TIETZE: M. merocoxo-metanotalis. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-cx 7.

M 77; M. episterno-coxalis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 72; — Fehlt allen bisher untersuchten Adephaga. — MATSUDA: p-cx 5.

M 78; M. coxa-basalaris:

Fehlt bei *N. laevis*. Nicht ganz auszuschließen ist, daß einzelne caudolaterale Fasern des M. sterno-basalaris (M 73) an der vorderen Coxalwand ansetzen und somit dem M. coxa-basalaris zuzurechnen wären (cf. LARSÉN, 1966: S. 190 ff.; BEUTEL, 1987). — BAEHR (*Priac.*): 73; — LARSÉN: Vorhanden bei *Cicindela*, *Calosoma*, *Elaphrus*, *Pterostichus*, *Ilybius*, *Dytiscus*, *Gyrinus*, *Aulonogyrus* und *Dineutes*. — TIETZE: M. metatrochantino-basalaris (zusammen mit M. sterno-basalaris; M 73); — BEUTEL (*Hygr.*): +, cf. BEUTEL, 1987; — BEUTEL (*Amph.*): —; — (*Trachy.*): —; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: p-ti (cx) 2.

*M 79; M. coxa-subalaris:

Ein mächtiger Muskel, der laterocaudal von der ventralen Fläche der Coxa lateral des M. noto-

coxalis ant. (M 75) entspringt. Er inseriert am Subalare und an der dorsal und cranial an das Subalare anschließenden, stärker sklerotisierten Membran. Der M. coxa-subalaris supiniert den Flügel, indem er den Flügelhinterrand während des Aufschlages nach unten drückt (LARSÉN, 1966).

BAEHR (*Priac.*): 74; — LARSÉN: Bei allen Adephega mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — TIETZE: M. metepimero-subalaris. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): degeneriert; — (*Trachy.*): degeneriert; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: t-cx 8.

M 80; M. sterno-coxalis:

Fehlt bei *N. laevis*. — Der M. sterno-coxalis fehlt allen bisher untersuchten Adephaga.

M. 81; furca-coxalis anterior:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 75; — LARSÉN: Unter den untersuchten Adephaga ist er bei den Carabidae vorhanden; er fehlt bei den Dytiscidae, den Gyrinidae und den Haliplidae. Jedoch entgegen den Angaben von LARSÉN (1966), der sich bei den Haliplidae auf *Haliplus confinis* bezieht, wurde der M. furca-coxalis ant. von BELKACEME (1986) und von BEUTEL & BELKACEME (1986) bei *Haliplus lineatocollis* nachgewiesen. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: s-cx 5.

M 82; M. furca-coxalis lateralis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 76; — LARSÉN: Vorhanden bei den Cicindelidae, den Carabidae, den Haliplidae und einigen Dytiscidae. Nach Untersuchungen von BEUTEL (1986) scheint der M. furca-coxalis lat. bei allen Dytiscidae vorhanden zu sein. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: s-cx 2.

M 83; M. furca-coxalis posterior:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 77; — LARSÉN: Fehlt bei den Dytiscidae, den Haliplidae (*Haliplus confinis*) und den Orectochilini. Entgegen den Angaben von LARSÉN (1966) bei BELKACEME (1986), BEUTEL & BELKACEME (1986) für *Haliplus lineatocollis* nachgewiesen. Der M. furca-coxalis post. und der M. furca-coxalis ant. (M 81) sind sehr kleine Muskeln, die leicht zu übersehen sind. Eine Abweichung innerhalb der Gattung *Haliplus* erscheint unwahrscheinlich. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — BEUTEL (*Amph.*): -; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: s-cx 3.

M 84; M. noto-trochanteralis:

Fehlt bei *N. laevis*. — BAEHR (*Priac.*): 78; — LARSÉN: Nur bei den Gyrinidae vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): -; — BEUTEL (*Spang.*): -; — BEUTEL (*Amph.*): -; — (*Trachy.*): -; — BEUTEL (*Omogl.*): -; — MATSUDA: t-tr 1.

M 85; M. furca-trochanteralis:

Der mächtigste Muskel im Metathorax entspringt von den seitlichen Furcaarmen, lateral des M. metasterni prim. (M 62). Er inseriert beidseitig dorsal an der großen Trochantersehne. Der M. furca-trochanteralis ist ein starker Depressor des Hinterbeines.

BAEHR (*Priac.*): 80; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omogl.*): +; — MATSUDA: s-tr 1.

M 86a, b, c; M. coxa-trochanteralis medialis a, b, c:

Der *M. coxa-trochanteralis med.* a entspringt von dem kräftigen, länglichen Coxalapodem, Teil b vom Intercoxalseptum und der ventralen Fläche der Furcaplattform. Beide Teile inserieren beidseitig ventral an der großen Trochantersehne. Der kleinere Teil c entspringt caudal vom Intercoxalseptum und der ventralen Fläche der Furcaplattform. Der *M. coxa-trochanteralis med. c* inseriert dorsolateral am dorsalen Fortsatz des Trochanterkopfes. Auf seinem Wege zur Insertion kreuzt er den *M. coxa-trochanteralis lat. c* (M 87c; Abb. 57). Der Muskel ist ein kräftiger Depressor des Hinterbeines.

BAEHR (*Priac.*): 81; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omolgl.*): +.

M 87a, b, c; M. coxa-trochanteralis lateralis a, b, c:

Der Hauptteil (M 87a) entspringt vom vorderen Coxalfortsatz und caudal von der lateralen Coxalwand, Teil b vom vorderen Coxalapodem ventral von *M. coxa-trochanteralis med. a* (M 86a). Beide Teile inserieren mittels einer kräftigen Sehne am ventralen Fortsatz des Trochanterkopfes. Die Sehne wird über die Führungsrinne an der Falte der ventralen Coxalwand umgeleitet. Unterhalb der Führungsrinne bildet die Sehne eine kräftige Verdickung aus (Abb. 57). Der *M. coxa-trochanteralis lat. c* kommt von der hinteren Coxalwand und zieht zum dorsalen Fortsatz des Trochanterkopfes. Der *M. coxa-trochanteralis lat.* ist ein Levator des Hinterbeines.

BAEHR (*Priac.*): 82; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephaga vorhanden. Bei *Gyrinus* wurde 87a und 87b verwechselt. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omolgl.*): +.

4.3.2.5. Muskel Mx und Mz (Abb. 55, 57)**Mx:**

Der dem Abdomen zuzurechnende Muskel entspringt am hinteren Coxalfortsatz und setzt, sich etwas verjüngend, dorsocaudal an der Innenfläche des „dome-shaped“ Sklerit an.

BAEHR (*Priac.*): —; — LARSÉN: Vorhanden bei *Gyrinus marinus*, *Acilius sulcatus*. — BEUTEL (*Hygr.*): +; — BEUTEL (*Spang.*): +; — BEUTEL (*Amph.*): +; — (*Trachy.*): +; — BEUTEL (*Omolgl.*): +.

Mz:

Vom dorsalen Sklerit des Metepimerum und der lateral angrenzenden Membran, zieht der Muskel aufgefächert zum ventralen Sklerit des Metepimerum und der anschließenden epimeralen Fläche der Pleuralleiste. Mz unterstützt das Öffnen der Elytren, indem er die konkave Einwölbung der „semimembranous area“ nach oben zieht. Vermutlich ist dieser Muskel, wie der vorhergehende, ebenfalls dem Abdomen zuzurechnen.

5. Diskussion**5.1. Die stammesgeschichtliche Analyse**

Die Verwandtschaftsanalyse erfolgt nach den Methoden der phylogenetischen Systematik (HENNIG, 1950, 1969). Die konsequent phylogenetische Analyse der Merkmale, und die Bestimmung ihres abgeleiteten Zustandes kann im vorliegenden Falle, mit Ausnahme der Entwicklung der Grabbeine, nur auf das Verteilungskriterium oder „Kriterium der Korrelation von Transformationsreihen“ HENNIG (1982) gestützt werden. Bei der Bewertung von Merkmalsreihen muß deshalb auf das schon bestehende System zurückgegriffen werden (SHARP, 1882; ZIMMERMANN, 1921; BEUTEL & ROUGHLEY, 1987). Es wird davon ausgegangen, daß die Trachypachidae (oder Trachypachini; LINDROTH, 1961–69) ein basaler Ast des Adephagenstammes sind. Obwohl verschiedene Ansichten zur systematischen Stellung der Tra-

chypachidae vertreten werden (BELL, 1966; BURMEISTER, 1976; ROUGHLEY, 1981; RUHNAU, 1986; BEUTEL & RUHNAU, 1990), herrscht Übereinstimmung darin, daß es sich um eine der Basis der Adephega nahestehende Reliktgruppe handelt, die in enger Beziehung zu den hier in Betracht gezogenen aquatischen Familien steht (Noteridae, Amphizoidea, Dytiscidae und Hygrobiidae). Darüber hinaus ist die Lebensweise der wenigen rezenten Vertreter der Trachypachidae (5 Arten in 2 Gattungen zusammengefaßt), soweit bekannt, wenig spezialisiert. Die Gattungen *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus* und *Pronoterus* sind die ursprünglichsten Vertreter der Noteridae.

Als Voraussetzung für die Diskussion der systematischen Stellung der Gesamtgruppe, sowie der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen untereinander, ist zunächst die Monophylie der Noteridae zu klären. Daß im Folgenden vorrangig Skeletmerkmale Verwendung finden, ergibt sich zwangsläufig aus dem Mangel an Information über andere Merkmalsysteme. Insgesamt ist der aktuelle Wissensstand über die innere Anatomie der sonst in vieler Hinsicht außerordentlich intensiv bearbeiteten Adephega höchst unbefriedigend. Das gilt auch ganz besonders für die Noteridae. Die bisher vielfach vorgenommene Zuordnung der Noteridae als Unterfamilie der Dytiscidae ist der Vernachlässigung der Larvenstadien und der inneren Anatomie zuzuschreiben. Die Vernachlässigung der inneren Anatomie wiederum hat sich umgekehrt aus dem zunächst vermuteten, untergeordneten Rang der Noteridae ergeben. Die hier vorliegende Darstellung des Skelettmuskelapparates von *N. laevis* sollte als ein Schritt zu einer umfassenderen und gründlichen Kenntnis der Adephega morphologie gewertet werden.

5.2. Die Monophylie der Noteridae

Die im Cladogramm (Abb. 71) aufgeführten Merkmale sind fortlaufend nummeriert.

Merkmal 1; Form des Scapus

Die Untergliederung des Scapus (Abb. 15, 59) in einen aufgeblähten, globulären Basalteil und einen kurzen, schlanken Distalteil wurde schon von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) als charakteristisches, abgeleitetes Merkmal der Noteridae hervorgehoben. Allerdings bleibt in ihrer Arbeit die Gattung *Phreatodytes* weitgehend unberücksichtigt. Eigene Untersuchungen haben ergeben, daß diese Form des Antennengrundgliedes auch bei *Phreatodytes* vorliegt. Es besteht kein Zweifel, daß der Scapus im Grundplan der Adephega in einen unscheinbaren, kugeligen Basal- oder Gelenkteil und einen um ein Mehrfaches längeren, zylindrischen Distalteil gegliedert ist. Diese Form des Scapus findet sich bei *Trachypachus* (Abb. 58) und allen übrigen Gruppen der Adephega außer den Gyrinidae und den Haliplidae. Das Antennengrundglied der Haliplidae ist extrem gestaucht, aber nicht wie bei den Noteridae gegliedert (Abb. 60). Der Scapus der Gyrinidae ist im Zusammenhang mit der hochspezialisierten Funktion extrem abgewandelt. Beschreibungen des Scapus von Vertretern der Gyrinidae finden sich bei HATCH (1927), HONOMICHL (1975) und BEUTEL (1989a). Übereinstimmungen mit der Form des Scapus der Noteridae sind nicht vorhanden. Die besondere Form des Antennengrundgliedes der Noteridae kann also mit großer Sicherheit als Synapomorphie der Noteridae gewertet werden.

Merkmal 2; Verbreiterungen der Antennenglieder

Bei allen Vertretern der Noteridae sind an den Antennengliedern 5 bis 9 Verbreiterungen zu beobachten. Die Verbreiterungen sind im männlichen Geschlecht besonders ausgeprägt; es handelt sich also um einen Geschlechtsdimorphismus. Bei den Vertretern der Gattungen *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus*, *Synchortus* und *Mesonoterus* sind die Glieder 5, 7 und 9 verbreitert. Dieses Muster ist mit hoher Wahrscheinlichkeit als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Noteridae zu werten. Bei *Pronoterus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* sind die Antennomeren 7 und 9 verbreitert, bei *Noterus* vor allem 5 und 7, bei *Stolius* 5, 6 und 7, bei *Suphis* 5 und 7 und bei *Hydrocanthus* 6, 7, 8 und 9. Daß verbreiterte Antennenglieder nicht zum Grundplan der Adephaga gehören, steht außer Zweifel. Fadenförmige, unmodifizierte Antennen finden sich bei *Trachypachus* und der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Adephaga außer bei den hochspezialisierten Gyrinidae (siehe Merkmal 1). Ähnliche Verbreiterungen einzelner Antennomeren treten bei manchen Vertretern der Dytiscidae auf und sollten nicht unerwähnt bleiben. Verbreiterte Antennenglieder besitzen *Napodytes bocki* Steiner (Laccophilinae) (STEINER, 1981), *Agabus serricornis* und *A. clavicornis* (F. BALFOUR-BROWNE, 1950), *Agabus elongatus* und *A. antennatus* (LARSON, 1975). Die Verbreiterungen der einzelnen Antennomeren der letztgenannten Arten treten jedoch ausschließlich bei den männlichen Tieren auf. Man kann hier mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit eine unabhängige Entstehung annehmen.

Merkmal 3; Profemorale Antennenputzscharte

Allen Vertretern der Noteridae ist an der ventralen Vorderkante des Profemur, nahe der Einlenkung der Tibia, eine mit einem Band kräftiger Borsten versehene Antennenputzscharte gemeinsam (Abb. 3, 22, 61, 64, 65, 66, 67, 68, 70). Die proximalen Borsten sind immer kräftiger sklerotisiert als die distalen. Die profemorale Scharte bildet zusammen mit dem proximalen, ebenfalls beborsteten Abschnitt der protibialen Vorderkante einen sehr wirkungsvollen Antennenputzapparat. Es ist bemerkenswert, daß dieses Merkmal bisher weitgehend unbeachtet blieb, während den protibialen Antennenputzeinrichtungen der terrestrischen Adephaga große Bedeutung beigemessen wurde (JEANNEL, 1941–42, HLAVAC, 1971; REGENFUSS, 1975). Ob im Grundplan der Adephaga protibiale Antennenputzeinrichtungen gefehlt haben (Nototylini; BÄNNIGER, 1927; Haliplidae, Amphizoidae; eigene Beobachtungen; Gyrinidae; BEUTEL, 1989a, eigene Beobachtungen), oder ob einfache Putzkämme vom ursprünglichen isochaeten Typ (*Trachypachus*; HLAVAC, 1971) vorhanden waren, ist eine noch ungeklärte Frage, die hier nicht weiter diskutiert werden soll. Jedenfalls kann angenommen werden, daß die profemorale-protibiale Putzvorrichtung ein gemeinsames apomorphes Merkmal der Noteridae darstellt. Der Wert dieses Merkmales als Synapomorphie wird durch die Tatsache geschmälert, daß ähnliche, wenn auch viel unscheinbarere Bildungen bei Vertretern der Dytiscidae (Laccophilinae; eigene Beobachtungen) vorkommen. Daß es sich hierbei wahrscheinlich um eine konvergent entstandene Bildung handelt, geht aus der weiter unten behandelten Stellung der Noteridae im System der Adephaga (Abschnitt 5.3.) hervor.

Die Korrelation in der Größe der ausgeprägten profemoral-protibialen Putzvorrichtung der Noteridae mit dem Grad der Verbreiterung einzelner Antennomeren ist naheliegend. Bei *N. laevis* (Abb. 3) zum Beispiel sind die besonders stark verbreit-

terten Antennenglieder 5 und 6, sowie die folgenden, deutlich abgeflachten Glieder mit ausgedehnten Sinnesfeldern besetzt (Abb. 5). Die Folgerichtigkeit der Entwicklung eines besonderen Putzapparates zur Pflege dieser spezialisierten Antennenomeren ist ohne weiteres einsichtig.

Merkmal 4; Profemorale Rinne

Wie schon von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) ausgeführt, begrenzen die vordere und die hintere Kante des Profemur ventral eine charakteristische Rinne zum Anlegen der Protibia (Abb. 3, 61, 64, 65, 66, 67, 68, 69). Dieses Merkmal ist bei *Phreatodytes* ebenso ausgeprägt und kann somit als Synapomorphie aller Noteridae gewertet werden. Daß im Grundplan der Adephaga eine solche Rinne fehlt, kann mit hoher Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Die Rinne ist bei *Trachypachus* und den meisten Vertretern anderer Adephagengruppen nicht nachweisbar. Die bei einigen Vertretern der Dytiscidae (beispielsweise *Dytiscus*, *Laccophilus*) etwa ähnlich aussehende ventrale Bildung des Profemur, ist deutlich schwächer ausgeprägt und nicht wie bei allen Noteridae von Kanten begrenzt. Eine etwas kräftigere, „von zwei seitlich erhöhten Falten begrenzte“ Rinne (BUHLMANN; in KORSCHULT, 1923) findet sich bei *Dytiscus marginalis*. Außerdem sind diese „seitlichen erhöhten Falten“ bei *D. marginalis* – wie eigene Untersuchungen ergaben – nur auf einen relativ kleinen distalen Bereich, nahe der Einlenkung der Tibia, beschränkt.

Merkmal 5; Protibialer Außensporn

Ein kräftiger Sporn an der Außenkante der Protibia ist bei *Phreatodytes*, *Notomicrus* (Abb. 63, 64), *Hydrocoptus* (1 in Abb. 61) und *Pronoterus* vorhanden. Der Sporn ist bei *Phreatodytes* subapical eingelenkt, während er bei den drei übrigen Gattungen weit proximalwärts verschoben ist. Dieser Außensporn der Protibia stellt mit hoher Wahrscheinlichkeit ein abgeleitetes Grundplanmerkmal und damit eine Synapomorphie aller Noteridae dar. Außensporne in dieser Position fehlen bei *Trachypachus* und sind von keiner anderen Adephagengruppe beschrieben.

Merkmal 6; Noteridenplattform

Schon von SHARP (1882) wird als charakteristisches Merkmal der Noteridae (Noterides; SHARP, 1882) angeführt, daß die inneren Lamellen der Hinterhüften („internal lamina of posterior coxa“) scharf gegen die äußeren Lamellen („exterior lamina“) abgegrenzt sind. Die innere und die äußere Lamelle liegen auf verschiedenen Ebenen. Die von der inneren Lamelle gebildete Plattform ist in ihrer gesamten Länge abgehoben. Sie überragt posterolateral die coxotrochanterale Gelenkspalte deutlich. Diese Merkmal („noterid-plattform“) wird von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) als Synapomorphie der Noteridae (inklusive *Phreatodytes*) gewertet. Die Noteridenplattform ist bei *Phreatodytes* und *Notomicrus* (Abb. 63) auf die Hinterhüfte beschränkt; in allen anderen Gattungen der Noteridae ist die Noteridenplattform auf das Metasternum ausgedehnt (Abb. 50, 65, 66, 67, 68, 69). Vergleichbar gestaltete Hinterhüften finden sich weder bei *Trachypachus* noch bei Vertretern irgendeiner anderen Adephagengruppe. Es ist zu betonen, daß die Hinterhüften der Dytiscidae grundlegend anders gestaltet sind. Die mittlere Lamelle ist besonders schwach abgesetzt und schmal. Nach vorne verschwindet die Begrenzungslinie völlig. Posterolateral überragt die Mittellamelle die coxotrochanterale Gelenkspalte nicht.

An dieser Stelle sollen noch zwei auffallende Merkmale Erwähnung finden, die allerdings bisher nur bei *N. laevis* beobachtet und im Detail untersucht wurden. Ob es sich um gemeinsame abgeleitete Merkmale aller Noteridae oder um innerhalb der Gattung *Noterus* auftretende Spezialmerkmale handelt, muß weiterführenden Studien überlassen bleiben.

Merkmal 7 (?); Kopfdrüse

Die im vorderen Kopfbereich von *N. laevis* vorhandene, paarige Kopfdrüse mit nahe an der Basis der Mandibel mündenden Ausführungsgängen kann mit großer Wahrscheinlichkeit als apomorphes Merkmal gewertet werden. Bei keiner anderen Adephagengruppe ist bisher eine ähnliche Bildung nachgewiesen. Bei der von HONOMICHL (1975) für *Gyrinus substriatus* Stephens beschriebenen Mandibeldrüse handelt es sich nach TONAPI (1977) und BEUTEL (1989a) um Luftsäcke. In jedem Fall erscheinen die Gebilde bei *Gyrinus substriatus* auf histologischen Schnitten und bei der Präparation von Hand hohl (BEUTEL, persönliche Mitteilung), während die bei *N. laevis* an histologischen Schnitten nachgewiesenen Strukturen kompakt sind. Ob diese Drüse, deren Funktion völlig unbekannt ist, auch bei anderen Vertretern der Noteridae vorhanden ist, bleibt dahingestellt. Zum Nachweis sind histologische Untersuchungen unerlässlich.

Merkmal 8; Hinterhüftmuskulatur

Die Muskulatur der Hinterhüfte von *N. laevis* und damit korrelierte skeletale Strukturen stellen ein komplexes, hochabgeleitetes Merkmalsystem dar. Der M. coxo-trochanteralis medialis (M 86) und der M. coxo-trochanteralis lateralis (M 87) sind jeweils in ungewöhnlicher Weise in drei Bündel geteilt (siehe Abschnitt 4.3.2.4. und Abb. 57). Die von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) als mögliche Synapomorphie der Noteridae (*Phreatodytes*?) beschriebene „platform of the intercoxal wall“ (Furcaplattform) dient einem Teil des anteromedianen Anteiles des M. coxo-trochanteralis med. (M 86b) als Ursprungsfläche. Die großflächige, kompliziert gestaltete Trochantersehne (Abb. 51, 53) dient dem M. coxo-trochanteralis med. a und b (M 86a, b) als Ansatzfläche. Ein langes anterolaterales Coxalapodem, das auch von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) für *Notomicrus* beschriebene Apodem des „paramedian angle“, sowie eine spezielle Führungsrinne für die Sehne des M. coxo-trochanteralis lat. a und b (M 87a, b; Abb. 57) (bei *Notomicrus*, *Hydrocoptus*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* ebenfalls nachgewiesen) sind mit der spezifischen Aufgliederung des M. coxo-trochanteralis lat. korreliert. Befunde von BEUTEL & ROUGHLEY (1987), sowie eigene Untersuchungen der metacoxalen Muskulatur von *Notomicrus*, *Hydrocoptus*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* lassen es möglich erscheinen, daß dieses ebenso komplexe wie ungewöhnliche Merkmalsystem zum Grundplan der Noteridae gehört. Detailliertere Untersuchungen an *Notomicrus* und anderen Vertretern der Noteridae sind jedoch für eine endgültige Bewertung dieses bemerkenswerten Merkmals erforderlich. Eine ähnliche Ausbildung des metacoxalen Skelettmuskelsystemes findet sich bei keinem anderen untersuchten Vertreter der Adephaga (LARSÉN, 1966; BAEHR, 1975; BELKACEME, 1986; BEUTEL & BELKACEME, 1986; BEUTEL, 1986, 1988).

5.3. Stellung und Rang der Noteridae

Über die Stellung der Noteridae im System der Adephaga werden von verschiedenen Autoren unterschiedliche Standpunkte vertreten (BURMEISTER, 1976; BAEHR, 1979; RUHNAU, 1986; BEUTEL & ROUGHLEY, 1988 etc.). Auch die vorliegende Studie erhebt nicht den Anspruch einer endgültigen Klärung dieser Frage. Mit hoher Wahrscheinlichkeit kann jedoch angenommen werden, daß die Noteridae in einem auf genealogischer Verwandtschaft beruhendem System nicht als Unterfamilie der Dytiscidae aufgefaßt werden können. Diese etwa von GUIGNOT (1931–33), SCHAEFFLEIN (1971), GALEWSKI (1971), FRANCISCOLO (1979) vorgenommene Einstufung hängt sicher mit der typologischen Betrachtungsweise und der weitgehenden Beschränkung auf die äußeren Skeletmerkmale von adulten Tieren zusammen. Im Sinne der phylogenetischen Systematik kann diese Auffassung durch Arbeiten von BURMEISTER (1976), BAEHR (1979), RUHNAU (1986), BEUTEL (1986) und BEUTEL & ROUGHLEY (1988) als widerlegt gelten. Aus den Untersuchungen von verschiedenen Stadien und Merkmalssystemen (BURMEISTER: Ovipositor, RUHNAU: Merkmale praeimaginaler Stadien; BEUTEL: Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von Imagines) ergibt sich übereinstimmend, daß Amphizoidae, Hygrobiidae und Dytiscidae exklusive Noteridae (!) eine monophyletische Gruppe bilden. Damit erhellt sich zwangsläufig die Einstufung der Noteridae als Familie und die deutliche Abgrenzung von den als Adulttieren in mancher Hinsicht ähnlichen (und ähnlich angepaßten) Dytiscidae.

Nach BEUTEL & ROUGHLEY (1988) bilden die Noteridae gemeinsam mit den Trachypachidae + Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae eine monophyletische Einheit. Die Noteridae bilden die Schwestergruppe der Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae. Die von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) angeführten Merkmale stehen im Einklang mit den Resultaten der vorliegenden Arbeit und sollen im Folgenden der Vollständigkeit halber kurz vorgestellt werden.

5.3.1. Synapomorphien der monophyletischen Einheit Trachypachidae + Noteridae + Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae

5.3.1.1. Hinterhüftwände medial verwachsen

Die medialen Wände der Hinterhüften sind bei den Trachypachidae, Noteridae, Amphizoidae, Dytiscidae und Hygrobiidae zu einem Intercoxalseptum verwachsen. Die Hinterhüften sind völlig immobilisiert. Für den Grundplan der Adephaga müssen bewegliche Hinterhüften angenommen werden, wie sie bei allen terrestrischen Adephaga außer *Trachypachus* und bei den Cupedidae (Schwestergruppe der Adephaga nach BAEHR, 1975, 1979) vorhanden sind. Es muß betont werden, daß bei den Haliplidae (BELKACEME, 1986) und im Grundplan der Gyridae (BEUTEL & ROUGHLEY, 1988) die medialen Hüftwände nicht verwachsen sind.

5.3.1.2. Katastigma

Der Besitz eines Katastigma („subcubital setal binding patch“; WARD, 1979) wird als Synapomorphie der Trachypachidae, Noteridae (sbp; Abb. 49), Amphizoidae, Dytiscidae und Hygrobiidae interpretiert. Dabei wird ein sekundärer Verlust im Falle der Hygrobiidae angenommen (BEUTEL, 1986). Diese Rückbildung bei den Hygrobiidae läßt sich zwanglos mit dem Erwerb einer subelytralen Schriliste erklären. Des Katastigma der Alae fehlt bei den Cupedidae, den Polyphaga und allen verbleibenden Familien der Adephaga.

5.3.2. Synapomorphien der monophyletischen Einheit Noteridae + Amphizoidae + Dytiscidae + Hygrobiidae

5.3.2.1. Intercoxalseptum

Das Intercoxalseptum (5.3.1.1.) erfährt eine starke Ausdehnung.

5.3.2.2. Reduktion von *M. furca coxalis anterior* (M 75) und *M. furca coxalis posterior* (M 76)

Beide Muskeln werden im Zusammenhang mit der Immobilisierung der Hinterhüfte und der Ausdehnung des Intercoxalseptum reduziert. Die Muskeln sind bei den Haliplidae (BELKACEME, 1986), im Grundplan der Gyrinidae (BEUTEL & ROUHLEY, 1988) und bei den übrigen terrestrischen Adephagen vorhanden.

5.3.2.3. Ausdehnung des Katastigma

Während das Katastigma von *Trachypachus* einen annähernd kreisrunden Umriss zeigt, ist es bei den Noteridae (Abb. 49), Amphizoidae und den Dytiscidae deutlich in die Länge gezogen.

5.3.2.4. Reduktion larvaler Abdominalsegmente

Die zwei hinteren larvalen Abdominalsegmente der Noteridae, Amphizoidae, Dytiscidae und Hygrobiidae sind reduziert. Die Urogomphi sind auf die Ventralseite des 8. Segmentes gewandert. Alle übrigen Larven der Adephaga besitzen 10 Abdominalsegmente. Die Urogomphi sind am oberen Hinterrand von Segment IX eingelenkt.

Eine von der Position von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) abweichende Auffassung wird von BURMEISTER (1976) und RUHNAU (1986) vertreten. Beide Autoren nehmen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Noteridae und den Haliplidae an. Die Argumentation von BURMEISTER (1976) basiert auf der Annahme, daß die Gattung *Notomicrus* nicht zu den Noteridae gehört, sondern eher als Schwestergruppe den Amphizoidae, Dytiscidae und Hygrobiidae gegenüberzustellen ist. Geht man jedoch davon aus, daß *Notomicrus* – wie weiter oben durch eine Anzahl aussagekräftiger Synapomorphien belegt – zu den Noteridae gehört und darüber hinaus (wie unter Abschnitt 5.4.1.–5.4.6. angeführt) in vieler Hinsicht dem Grundplan der Noteridae nähersteht als die von BURMEISTER untersuchte Gattung *Noterus*, ist das Argumentationsschema von BURMEISTER hinfällig. Zu den Ausführungen von RUHNAU muß bemerkt werden, daß die Larven der basal abzweigenden Gattungen entweder wie von *Phreatodytes* nur aus der Originalbeschreibung (UÉNO, 1957) oder wie im Falle von *Notomicrus* und *Hydrocoptus* noch nicht bekannt sind. Die Beurteilung von Merkmalen wird somit durch die Unkenntnis des Grundplanes unsicher.

Auf die weitere Diskussion der Auffassungen anderer Autoren soll hier verzichtet werden. Die Ergründung der Stellung der Noteriade im System der Adephaga stellt nicht die Hauptzielrichtung der vorliegenden Arbeit dar.

5.4. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Noteridae

5.4.1. Synapomorphien der Noteridae exklusive *Phreatodytes*

Merkmal 9; Schildchen verdeckt

Im Gegensatz zu allen übrigen Noteridae besitzt *Phreatodytes* ein exponiertes Schildchen. Das verdeckte Schildchen wird als Synapomorphie der Noteridae außer *Phreatodytes* interpretiert. Da *Trachypachus* und die überwiegende Mehrzahl der Vertreter der übrigen Adephaga sowie die Cupedidae ein sichtbares Schildchen aufweisen, kann angenommen werden, daß dieser Merkmalszustand plesiomorph ist. Es muß jedoch einschränkend erwähnt werden, daß ein von den Elytren bedecktes Schildchen innerhalb der Adephaga mit Sicherheit mehrfach konvergent entstanden ist. Das gilt insbesondere für kleinwüchsige Formen wie etwa die Haliplidae, Hydroporinae und Laccophilinae (Dytiscidae). Es ist hervorzuheben, daß das Schildchen von *Phreatodytes* trotz der starken Verzweigung der Tiere nicht von den Elytren bedeckt ist. Eine sekundäre Exponierung des Schildchens bei *Phreatodytes* ist sehr unwahrscheinlich. Daß das Schildchen innerhalb der Noteridae mehrfach unab-

hängig unter die Elytren gerückt ist, kann nicht völlig ausgeschlossen werden. Ein Schwesergruppenverhältnis zwischen *Phreatodytes* und den übrigen Noteridae ist jedoch die sparsamste Hypothese im Sinne von „OCKHAM's razor“; sie ist auch im Einklang mit den im folgenden behandelten Plesiomorphien, die *Phreatodytes* mit anderen basalen Gattungen der Noteridae teilt.

Merkmal 10; Stromlinienform

Im Gegensatz zu *Phreatodytes* zeichnen sich alle übrigen Noteridae durch eine ausgeprägte Stromlinienform aus. Mit Vorbehalten kann dies als mögliche Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes* gewertet werden. Es ist nicht auszuschließen, daß die „elmoide“ Körperform von *Phreatodytes* (UÉNO, 1957) als Anpassung im Zusammenhang mit dem Leben im Kieslückensystem (UÉNO, pers. Mitt. an BEUTEL) aufzufassen ist. Dem wäre entgegenzuhalten, daß der im gleichen Habitat lebend *Morimotoa phreatica* Uéno (Dytiscidae) keine Rückbildung der auch für die Dytiscidae typischen Stromlinienform zeigt (UÉNO, 1957). Dasselbe gilt auch für die ebenfalls im Kieslückensystem lebenden Vertreter der Gattung *Siettitia* (Dytiscidae) (RICHOUX & REYGROBELLET, 1986). Es ist unbestritten, daß ein stromlinienförmiger Körperumriß unter gleichgerichtetem Selektionsdruck mehrfach unabhängig innerhalb der Adepaga entstanden ist. Auch innerhalb der Noteridae können in diesem Fall Parallelismen nicht ausgeschlossen werden.

Merkmal 11; Schwimmhaare

Schwimmhaare fehlen bei *Phreatodytes* völlig, während bei *Notomicrus* (Abb. 63) zumindest ein spärlicher Besatz vorhanden ist. Alle anderen Noteridae zeichnen sich durch wohlentwickelte Säume von Schwimmhaaren an allen drei Beinpaaren aus. Mit demselben Vorbehalten wie beim vorhergehenden Merkmal wird das Vorhandensein von Schwimmhaaren im Sinne einer Arbeitshypothese als Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes* gewertet.

5.4.2. Autapomorphien der Gattung *Phreatodytes*

Phreatodytes zeichnet sich neben verschiedenen ursprünglichen Merkmalen durch Autapomorphien aus, die offensichtlich mit der subterranean Lebensweise (UÉNO, 1957) korreliert sind.

Merkmal 12; Verzweigung

Phreatodytes relictus mißt lediglich 1,16–2,21 mm (UÉNO, 1957). Dieser hohe Grad von Kleinwüchsigkeit muß mit hoher Wahrscheinlichkeit als abgeleitet gelten.

Merkmal 13; Reduktion der Augen

Die Augen von *Phreatodytes* sind völlig zurückgebildet.

Merkmal 14; Tastaare

An den Seiten des Pronotum sowie an den Körperseiten und der Oberfläche der Elytren weist *Phreatodytes* einen Besatz von sehr langen Setae auf.

5.4.3. Synapomorphien der Noteridae exklusive *Phreatodytes* und *Notomicrus*

Merkmal 15; Protibiale Endsporne verlängert und gekrümmt

Die kurzen protibialen Endsporne von *Phreatodytes* (cf. UÉNO, 1957, Abb. 8) und *Notomicrus* (Abb. 63) müssen als plesiomorph betrachtet werden; kurze, terminale Tibialsporne finden sich etwa bei *Trachypachus*, *Gehringia*, *Metrius* („Isochaeta“) (LINDROTH, 1961–69), bei den Amphizoidae, Dytiscidae, Gyrinidae und bei *Pelto-dytes* (Haliplidae). Die starke Verlängerung und Krümmung beider protibialer Endsporne (3 a, b; Abb. 61) wird als apomorphes Grundplanmerkmal und Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes* und *Notomicrus* gewertet. Die ebenfalls gekrümmten und verlängerten terminalen Protibialsporne von *Hygrobia* (BEUTEL, 1986) unterscheiden sich in ihrer Stellung und Struktur und sind sicher unabhängig entstanden.

Merkmal 16; Gekrümmte Dorne auf der ventralen Seite der Protarsomeren 1–3

Bei allen Noteridae außer *Phreatodytes* und *Notomicrus* finden sich auf der Unterseite der Protarsomeren 1–3 kräftige, auffallend gekrümmte Dorne, die an der Spitze sockelförmiger Erhebungen stehen (Abb. 61, 70, 71). Die Männchen wiesen pro Tarsomer zwei kürzere, dicht stehende Dorne auf (Abb. 22); die Weibchen zeigen einen einzigen, etwas kräftigeren Dorn (Geschlechtsdimorphismus). Solche Dorne sind für keinen anderen Vertreter der Adephaga beschrieben. Die gekrümmten Dorne an den Protarsomeren können mit großer Sicherheit als Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes* und *Notomicrus* angesehen werden.

Merkmal 17; Ausdehnung der Noteridenplattform auf das Metasternum

Nach BEUTEL & ROUGHLEY (1988) kann die Ausdehnung der Noteridenplattform auf das Metasternum als weitere Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes* und *Notomicrus* gewertet werden. Daß es sich insgesamt um einen abgeleiteten Zustand handelt, geht daraus hervor, daß eine vergleichbare Abgrenzung eines medianen Meta„sternalen“ Bereiches bei keiner anderen Gruppe der Adephaga vorkommt (Abschnitt 5.2./Merkmal 6).

5.4.4. Autapomorphien der Gattung *Notomicrus*

Von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) werden zwei Autapomorphien („loss of mid-gular apodeme“, „metasternal-metacoxal fusion“) für die Gattung *Notomicrus* angegeben, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Im folgenden wird auf den Nachweis der Monophylie der Gattungen (außer *Noterus*, *Renotus*, *Suphis* und *Hydrocanthus*) verzichtet. Das zur Verfügung stehende begrenzte Artenspektrum stellt keine Basis für gesicherte Aussagen dar.

5.4.5. Synapomorphien der Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus* und *Hydrocoptus*

Merkmal 18; Verbreiterung und Verlängerung des ersten basalen Pro- und Mesotarsomeres

Als gemeinsames abgeleitetes Merkmal der Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus* und *Hydrocoptus* wird von BEUTEL & ROUGHLEY (1988) die auffallende Verbreiterung und Verlängerung des ersten basalen Protarsomeres angegeben. Die

gleiche Merkmalsausprägung findet sich nach eigenen Untersuchungen an den Mesotarsomeren der betreffenden Taxa. Das erste basale Mesotarsomer ist mindestens knapp so lang wie die drei folgenden zusammen. Zusätzlich ist es bei den männlichen Tieren an der Basis deutlich verbreitert (Geschlechtsdimorphismus). Diese auffallenden Sonderbildungen an den Pro- und Mesotarsomeren können als Synapomorphie gewertet werden. Daß es sich um einen abgeleiteten Zustand handelt, ergibt sich aus den bei *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus*, *Trachypachus* und der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Vertreter der Adephaga vorhandenen kurzen Pro- und Mesotarsomeren (cf. BEUTEL & ROUGHLEY, 1988).

Merkmal 19; Verbreitertes Endglied des Palpus labialis

Die Endglieder der Labialpalpen der Vertreter der Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus* und *Hydrocoptus* sind an der Spitze auffallend verbreitert und abgeflacht. Es ist naheliegend, wie der Vergleich mit den Vertretern der Trachypachidae (Abb. 58) zeigt, daß die bei den drei basalen Gattungen *Phreatodytes*, *Notomicrus* (Abb. 64) und *Hydrocoptus* (Abb. 65) spitz zulaufenden Labialpalpenendglieder zum Grundplan der Noteridae gehören. Der Wert dieses abgeleiteten Merkmalszustandes als Synapomorphie darf jedoch nicht überschätzt werden. Verbreiterung der Endglieder des Palpus labialis treten als unabhängige Entwicklung auch innerhalb der Dytiscidae (*Hydrotrupes*, Colymbetinae; LEECH & CHANDLER, 1956) und der Carabidae (Cychrini, Carabini) auf.

Merkmal 20; Leistenförmiges, apicales Sinnesfeld am Endglied des Palpus labialis

Bei den Gattungen *Pronoterus*, *Synchortus*, *Mesonoterus*, *Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* – nicht aber bei *Noterus* – ist distal am verbreiterten Labialpalpenendglied ein leistenförmig ausgezogenes Sinnesfeld vorhanden. Es handelt sich hierbei sicher um ein apomorphes Merkmal, wie das Fehlen des leistenförmig ausgezogenen Sinnesfeldes bei den basalen Gattungen *Phreatodytes*, *Notomicrus* (Abb. 64) und *Hydrocoptus* (Abb. 65) zeigt. Dennoch ist die Bewertung des Merkmals sehr problematisch. Man kann eine sekundäre Abwandlung in der Gattung *Noterus* annehmen. In diesem Falle wäre das leistenförmige Sinnesfeld als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus* und *Hydrocoptus* zu werten. Nimmt man unabhängige Entstehung bei der Gattung *Pronoterus* und primäres Fehlen bei der Gattung *Noterus* an, müßte das Merkmal dagegen als Autapomorphie (oder konvergentes Entstehen) von *Pronoterus* einerseits und als Synapomorphie der Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus*, *Pronoterus* und *Noterus* andererseits angesehen werden. Es sollte noch erwähnt werden, daß bei allen Gattungen der Noteridae außer *Phreatodytes* und *Hydrocoptus* dorsal, kurz vor der Spitze des Labialpalpenendgliedes, auf einem sockelförmigen Fortsatz ein zweites, rundes Sinnesfeld ausgebildet ist. Bei *Renotus* ist auch dieses zweite Sinnesfeld leistenförmig ausgezogen (Abschnitt 5.4.16./Merkmal 46).

5.4.6. Synapomorphien der Eunoterinae (Noteridae exklusive *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus* und *Pronoterus*)

Für diese durch die unten angeführten Synapomorphien wohlbegründete, monophyletische Gruppe wird im folgenden der Name Eunoterinae verwendet. Die Gat-

tungen *Phreatodytes*, *Notomicrus*, *Hydrocoptus* und *Pronoterus* sollen hier als basale Gattungen bezeichnet werden (vergleiche Abschnitt 5.1.).

Merkmal 21; Protibialer Grabsporn

Als Synapomorphie der Eunoterinae wird von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) die Umwandlung des verlängerten äußeren tibialen Endspornes (Abb. 61: 3 a) zu einem kräftigen Grabsporn (Abb. 3, 66, 68, 70, 71) angegeben. Daß es sich um ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal handelt, ergibt sich aus dem Vergleich mit den basalen Gruppen der Noteridae (Abb. 61, 63). Ein in dieser Weise gestalteter und eingelenkter Grabsporn findet sich sonst bei keiner anderen Gruppe der Adephaga.

Merkmal 22; Protibiale Dornenreihe

Die Protibiae aller Vertreter der Eunoterinae tragen apical und dorsal einen dichtstehenden Saum von abgeflachten, gerieften Dornen (Abb. 3, 66, 68, 70, 71). Die marginalen Dornensäume fehlen bei den basalen Gattungen der Noteridae und sind in vergleichbarer Anordnung und Ausprägung von keiner anderen Gruppe der Adephaga bekannt. Ähnliche, wenn auch weniger ausgeprägte Dornensäume finden sich apical an den Meso- und Metatibiae der Eunoterinae, nicht aber bei den Vertretern der basalen Gruppen der Noteridae. Es handelt sich hierbei um eine ausgezeichnete Synapomorphie zur Begründung der Eunoterinae als monophyletische Gruppe.

Merkmal 23; Reduktion der protibialen Außensporne

Der distale sowie der proximalwärts verschobene protibiale Außensporn (Abb. 61: 1, 2) sind bei allen Vertretern der Eunoterinae reduziert. Das übereinstimmende Vorhandensein dieser Sporne bei den Vertretern der basalen Gattungen (Abb. 61, 63, 64) zeigt, daß die Reduktion als Synapomorphie der Eunoterinae anzusehen ist.

Merkmal 24; Rundung der protibialen Außenkante

Der mit abgeflachten, dicht stehenden Dornen gesäumte Außenrand der Protibia ist bei allen Vertretern der Eunoterinae gerundet, während in der Position des distalen Außenspornes bei den Vertretern der vier basalen Gattungen ein deutlicher Knick feststellbar ist (Abb. 61, 63).

Merkmal 25; Teilweise Reduktion des inneren protibialen Endspornes

Der innere protibiale Endsporn (Abb. 61: 3 b) ist bei den Vertretern der Gattung *Noterus* um die Hälfte reduziert (Abb. 22) und bei den übrigen Gattungen der Eunoterinae völlig zurückgebildet (siehe 5.4.7./Merkmal 28). Angesichts der übereinstimmenden Länge beider protibialer Endsporne bei den Gattungen *Notomicrus*, *Hydrocoptus* (Abb. 61: 3 a, b) und *Pronoterus* kann die Längenreduktion des inneren protibialen Endspornes als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Eunoterinae interpretiert werden.

Merkmal 26; Hinterrand der Noteridenplattform eingeschnitten

Die Hinterecken der Noteridenplattform sind bei den Vertretern der Eunoterinae mehr oder weniger stark nach hinten ausgezogen, so daß an der Medianlinie ein cranialwärts gerichteter Winkel entsteht. Demgegenüber bildet der Hinterrand der Noteridenplattform der basalen Gattungen der Noteridae eine annähernd gerade

Linie. Der mehr oder weniger gerade Hinterrand der Noteridenplattform ist eine plesiomorphe Merkmalsausprägung und somit ein Grundplanmerkmal der Noteridae. Allerdings sollte der abgeleitete Zustand nicht überbewertet werden. Es handelt sich um eine graduelle Modifikation; Parallelismen können nicht ausgeschlossen werden. Darüber hinaus ist der abgeleitete Zustand bei der Gattung *Suphis* nur schwach ausgeprägt.

5.4.7. Synapomorphien der Eunoterinae exklusive *Noterus*

Merkmal 27; Grabdornrinne ventral am ersten Protarsomer

Bei allen Vertretern der Eunoterinae außer *Noterus* findet sich eine deutliche Rinne auf der Ventralseite des verbreiterten ersten Protarsomeres, in welcher der Grabdorn eingelegt ist, wenn der Protarsus nicht während der Grabtätigkeit nach hinten abgewinkelt wird (Abb. 66, 70, 71). Wie das Fehlen dieser Rinne bei den Vertretern der basalen Gattungen und der Gattung *Noterus* zeigt (siehe unten), handelt es sich um ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Eunoterinae exklusive *Noterus* und um eine aussagekräftige Synapomorphie dieser Gruppe. Eine vergleichbare Bildung am Protarsus ist bisher bei keinem anderen Vertreter der Adephaga bekannt. Es muß noch Erwähnung finden, daß bei den Vertretern der Gattung *Noterus* die Rinne am ersten Protarsomer bereits sehr schwach angedeutet ist.

Merkmal 28; Vollständige Reduktion des inneren protibialen Endspornes

Bei allen Vertretern der Eunoterinae exklusive *Noterus* ist der innere protibiale Endsporn (Abb. 61: 3 b) vollständig zurückgebildet. Diese Reduktion stellt einen weiteren abgeleiteten Zustand von Merkmal 25 dar und wird als zusätzliche Synapomorphie der Eunoterinae exklusive *Noterus* gewertet.

Merkmal 29; Verbreiterung der Gula

Alle Vertreter der Eunoterinae exklusive *Noterus* zeigen gegenüber den Vertretern der basalen Gattungen der Noteridae eine vor allem im basalen Bereich deutlich seitwärts verbreiterte Gula. Dieses Merkmal kann wohl mit großer Wahrscheinlichkeit als abgeleitet angesprochen werden, sollte aber als graduelle Modifikation in der phylogenetischen Analyse nicht überbewertet werden. Die Breite der Gula beträgt bei den Vertretern der Gattung *Noterus* und den basalen Gattungen etwa ein Drittel der Gesamtbreite der Kopfkapsel, während dieser Anteil bei den übrigen Gattungen im mittleren und basalen Bereich etwas mehr als die Hälfte der Gesamtbreite einnimmt.

5.4.8. Autapomorphien der Gattung *Noterus*.

Die Monophylie der Gattung *Noterus* läßt sich nur durch wenige beweiskräftige Autapomorphien belegen.

Merkmal 30; Verbreiterung der Antennomere 5 und 6

Die Verbreiterung der Antennenglieder 5 und 6 weicht bei allen untersuchten Arten von *Noterus* vom Grundplan der Noteridae ab (Abschnitt 5.2./Merkmal 2).

Merkmal 31; Starke Ausprägung der profemorale Antennenputzscharte

In Korrelation mit den besonders stark verdickten Antennomeren 5 und 6 ist der Antennenputzapparat der männlichen Tiere der Gattung *Noterus* stärker ausgeprägt

als bei den Vertretern der anderen Gattungen der Noteridae. Die profemorale Antennenputzscharte ist besonders tief eingeschnitten.

5.4.9. Synapomorphien der Eunoterinae exklusive *Noterus* und *Synchortus*

Merkmal 32; Proxocae globulär

Die Vorderhüften der Vertreter der basalen Gattungen sowie der Gattungen *Noterus* und *Synchortus* sind konisch langgestreckt (Abb. 3, 64, 65). Die Bewegungsachse zieht schräg von laterodorsal nach posteroventral. Bei den konisch langgestreckten Vorderhüften handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um ein Grundplanmerkmal der Noteridae. Konsequenterweise können die für die übrigen Gattungen der Noteridae charakteristischen globulären Procoxae (Abb. 66, 67, 68, 69) als abgeleitet gelten und als Synapomorphie gewertet werden.

Merkmal 33; Hinterecken der Noteridenplattform weisen einen Borstenbesatz auf

Die Vertreter der Gattungen *Mesonoterus*, *Renotus*, *Siolius*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* weisen an den Hinterecken der Noteridenplattform eine Gruppe von Borsten auf. Bei den untersuchten Exemplaren von *Mesonoterus* sind nur zwei Borsten vorhanden (Abb. 66). Die untersuchten Vertreter der Gattung *Canthydrus* zeigen drei bis vier Borsten (Abb. 68). Bei den übrigen Gattungen ist eine höhere Zahl und eine charakteristische, spitz zulaufende Form der Borstengruppe zu beobachten (Abb. 67, 68, 69). Daß es sich um einen abgeleiteten Merkmalszustand handelt, ergibt sich aus dem Fehlen der Borsten bei den Vertretern der basalen Gattungen der Noteridae sowie bei den Vertretern der Gattungen *Noterus* und *Synchortus*. Dennoch muß das Merkmal in der phylogenetischen Analyse mit großen Vorbehalten behandelt werden. Da, wie in Abschnitt 5.4.10. ausgeführt, *Suphis* wahrscheinlich mit den Gattungen *Renotus*, *Siolius*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* eine monophyletische Einheit bildet, müßte das Merkmal als abgeleitetes Grundplanmerkmal und Synapomorphie der Eunoterinae exklusive *Noterus* und *Synchortus* gewertet werden. Das setzt eine sekundäre Reduktion der Borstengruppe bei *Suphis* voraus. Die alternative Hypothese wäre ein mehrfach paralleles Auftreten der Borstengruppe.

5.4.10. Synapomorphien der Eunoterinae exklusive *Noterus*, *Synchortus* und *Mesonoterus*

Merkmal 34; Protarsomerentasche

Die im Grundplan der Eunoterinae exklusive *Noterus* am ersten Protarsomer angelegte Grabdornrinne ist bei den Vertretern der Gattungen *Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* am distalen Ende zu einer tiefen Tasche umgebildet (Abb. 68, 70, 71). Dieses Merkmal kann als eine gute Synapomorphie der Eunoterinae exklusive *Noterus*, *Synchortus* und *Mesonoterus* gewertet werden. Eine ähnliche Bildung ist bisher von keinem anderer Vertreter der Adephaga beschrieben worden.

Merkmal 35; Prosternalfortsatz verbreitert und truncat

Bei den Vertretern der Eunoterinae exklusive *Noterus*, *Synchortus* und *Mesonoterus* ist der Prosternalfortsatz hinter den Procoxae stark verbreitert und gerade oder annähernd gerade abgestutzt. Dieses Merkmal kann als Synapomorphie der in Rede

stehenden Gruppe gewertet werden. Der Prosternalfortsatz von *Notomicrus* (Abb. 64) und *Hydrocoptus* (Abb. 65) läuft spitz zu, während er bei *Phreatodytes*, *Pronoterus*, *Noterus* (Abb. 3), *Synchortus* und *Mesonoterus* (Abb. 66) caudal ver-rundet ist. Der Prosternalfortsatz von *Phreatodytes* ist stark verkürzt.

Über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Eunoterinae exklusive *No-terus*, *Synchortus* und *Mesonoterus* lassen sich nur wenige gesicherte Aussagen treffen. Lediglich ein Taxon, das die Gattungen *Canthydrus* und *Suphisellus* umfaßt, läßt sich mit signifikanten Merkmalen als monophyletisch begründen, wobei die Monophylie der beiden Gattungen unsicher bleibt. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen dieser monophyletischen Gruppe und *Hydrocanthus* ist wahrscheinlich, aber im Rahmen dieser Studie noch nicht mit ausreichender Sicherheit belegbar.

5.4.11. Synapomorphien der Gattungen *Canthydrus* und *Suphisellus*

Merkmal 36; Mesocoxalcondylus

Die Mesocoxae von *Canthydrus* und *Suphisellus* laufen ventral in einem Condylus aus, der mit einer entsprechenden Gelenkpfanne der Dorsalseite des Metasternalfortsatzes artikuliert (RUHNAU, pers. Mitteilung). Bei allen übrigen Gattungen der No-teridae außer *Phreatodytes* (Prosternalfortsatz stark verkürzt) ist die Mesocoxa ventral mit einer Vertiefung versehen, in die ein entsprechender Condylus auf der Dor-salseite des Metasternalfortsatzes greift. Die mit einem Gelenkhöcker versehene Mesocoxa und die entsprechende Vertiefung des Metasternalfortsatzes kann mit Sicherheit innerhalb der Noteridae als abgeleitet gelten. Sie kann als eine signifikante Synapomorphie der Gattungen *Canthydrus* und *Suphisellus* angesehen werden. Erwähnt werden muß, daß innerhalb der Adephaga die Haliplidae (*Haliplus*) und *Omophron* eine in gleicher Weise aufgebaute ventrale Mesocoxalartikulation besitzen (EVANS, 1977). Sie sind in diesen beiden letztgenannten Gruppen unab-hängig entstanden.

Merkmal 37; Durchgehende, transversale, feine Borstenreihe der abdominalen Sternite V und VI

Als weitere Synapomorphie von *Canthydrus* und *Suphisellus* kann das Vorhan-densein von durchgehenden, transversalen feinen Borstenreihen auf den abdomi-nalen Sterniten V und VI gewertet werden (Abb. 68, 69). Bei den anderen Gattungen (*Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*) an den abdominalen Sterniten lateral, median oder paramedian auftretende feine Borsten bilden nie eine durchgehende Reihe.

5.4.12. Synapomorphien der Gattungen *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus*

Merkmal 38; Verlängerung des protibialen Dornensaumes

Der unter Merkmal 22 (5.4.6.) als Synapomorphie der Eunoterinae beschriebene abgeflachte, marginale Dornensaum der Protibia bleibt bei *Noterus*, *Synchortus*, *Mesonoterus*, *Pronoterus*, *Siolius*, *Renotus* und *Suphis* mehr oder weniger auf den distalen Bereich der Protibia beschränkt (Abb. 3, 22, 66). Daß es sich hierbei um die ursprüngliche Merkmalsausprägung handelt, ergibt sich aus den oben ausgeführten Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Eunoterinae. Bei diesen Gattungen ist der proximale Außenrand der Protibia (dorsal) mit einer langen Reihe von

Schwimmhaaren besetzt (Abb. 22). Die Verlängerung des abgeflachten Dornensaumes bis kurz vor die Basis der Protibia und die fast vollständige Reduktion des protibialen Schwimhaarbesatzes wird als Synapomorphie von *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* gewertet (Abb. 68, 70, 71).

Merkmal 39; Verkürzung und Abflachung der Mesotibia

Bei den Gattungen *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* kann eine deutliche Abflachung, Verkürzung und Verbreiterung der Mesotibiae festgestellt werden (Abb. 67, 68, 69). Der Umriß der Mesotibiae wird annähernd rechteckig. Dieses Merkmal kann mit einiger Sicherheit als Synapomorphie der drei genannten Gattungen in Betracht gezogen werden. Für eine mehrfach unabhängig erfolgte Merkmalstransformation gibt es keine Anhaltspunkte. Die Mesotibiae aller übrigen Vertreter der Noteridae sind im Verhältnis länger, im Querschnitt annähernd rund und zur Basis verjüngt (Abb. 3, 63, 65, 66).

5.4.13. Synapomorphie der Gattungen *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus*

Als Arbeitshypothese kann die Monophylie einer Gruppe, welche die Gattungen *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* umfaßt, in Erwägung gezogen werden. Zur Begründung läßt sich lediglich ein unsicheres Merkmal anführen.

Merkmal 40; Metafemorale Borstenpinsel

Der Innenrand der Metafemora der genannten Gattungen ist ventral, nahe der Einlenkung der Tibia, mit einer Gruppe von kurzen, dichten und besonders kräftigen Borsten versehen (Abb. 67, 68, 69). Aus dem Fehlen der kräftigen metafemorale Borsten bei den basalen Gattungen der Noteridae geht hervor, daß es sich um ein innerhalb der Noteridae abgeleitetes Merkmal handelt. Ähnliche Bildungen treten auch innerhalb der Gattungen *Mesonoterus*, *Renotus* und bei der Art *Noterus laevis* auf. Diese Borstengruppe ist allerdings im Falle von *Mesonoterus* (Abb. 66) viel schwächer ausgeprägt als bei den oben in Rede stehenden Gruppen. Im Falle von *Renotus* und *Noterus laevis* (Abb. 62) stellen diese metafemorale Borstengruppen terminale Verdichtungen einer aufgelockerten Borstenlängsreihe an der Vorderfläche des Metafemur dar. Die terminalen Borsten sind nie kräftiger sklerotisiert als die übrigen Borsten der Reihe (Abb. 62). Man kann vermuten, daß es sich bei diesen Bildungen um Vorstufen des oben beschriebenen Merkmalszustandes handelt, die mehrfach unabhängig entwickelt wurden. Somit wäre dem Grundplan der Eunoterinae eine gemeinsame Tendenz zur Ausbildung solcher femorale Borstengruppen zuzuschreiben. Es sollte hier noch erwähnt werden, daß ähnliche Bildungen auch innerhalb der Dytiscidae bei Vertretern der Gattungen *Agabus*, *Platambus* und *Ili-bius* offenbar konvergent auftreten.

Abschließend sollen noch einige Autapomorphien der Gattungen *Hydrocanthus*, *Suphis* und *Renotus* angeführt werden.

5.4.14. Autapomorphien der Gattung *Hydrocanthus*

Merkmal 41; Extreme Verbreiterung des Prosternalfortsatzes

Der Prosternalfortsatz der Vertreter der Gattung *Hydrocanthus* ist apical mehr als doppelt so breit wie zwischen den Vorderhüften (Abb. 67). Bei den nahe verwandten Gattungen *Suphis*, *Canthydrus* und *Suphisellus* beträgt die Apicalbreite des Prosternalfortsatzes etwa das Anderthalbfache der Breite wie zwischen den Procoxae (Abb. 68, 69).

Merkmal 42; Optimierung der Hinterextremitäten als Schwimmbeine

Die Metatibiae und Metafemora sind bei den Vertretern der Gattung *Hydrocanthus* (Abb. 67) gegenüber den Metatibiae und Metafemora der Vertreter der Gattungen *Suphis*, *Canthydrus* und *Suphisellus* (Abb. 68, 69) sehr stark abgeflacht, verbreitert und verkürzt. Dieser als Verbesserung der Schwimmfähigkeit zu verstehenden Spezialanpassung darf natürlich als mutmaßliche Autapomorphie nur geringes Gewicht beigemessen werden. Ähnlich gut ausgeprägte Schwimmbeine finden sich auch bei den Vertretern der Gattung *Noterus*.

5.4.15. Autapomorphien der Gattung *Suphis*

Merkmal 43; Basis des Prosternalfortsatzes steil abfallend

Im Gegensatz zu allen übrigen Vertretern der Noteridae fällt bei *Suphis* der Prosternalfortsatz zum Vorderrand des Prosternum steil ab. Dieses Merkmal kann als Autapomorphie von *Suphis* inkl. *Suphis inflatus* (LeConte) (früher *Colpius inflatus*; cf. SPANGLER & FOLKERTS, 1973) gewertet werden.

Merkmal 44; Dornenbesatz an der Vorderkante des Prosternalfortsatzes

An der Vorderkante des Prosternalfortsatzes befindet sich im Halbkreis angeordnet eine Reihe von sehr kurzen Dornen. Dieses Merkmal findet sich bei keiner anderen Gruppe der Noteridae und kann als weitere, sichere Autapomorphie der Gattung *Suphis* gelten.

Merkmal 45; Hochgewölbte Körperform

Als weitere Autapomorphie der Gattung *Suphis* kann die extrem hochgewölbte Körperform mit spitz auslaufendem Hinterende betrachtet werden. Hochgewölbte Körperformen finden sich auch innerhalb der Gattung *Suphisellus*, dann jedoch ist bei diesen durchwegs kleinen Arten das Körperhinterende nicht spitz auslaufend, sondern abgerundet.

5.4.16. Autapomorphien der Gattung *Renotus*

Obwohl die Monophylie der Gattung *Renotus* als monotypisches Taxon gesichert ist, soll auf die zwei folgenden Merkmale aufmerksam gemacht werden:

Merkmal 46; Zweites leistenförmiges Sinnesfeld am Endglied des Palpus labialis

Am abgeleiteten, verbreiterten Endglied des Palpus labialis ist das proximale, dorsale Sinnesfeld – wie das distale Sinnesfeld (Abschnitt 5.4.5./Merkmal 20) – ebenfalls leistenförmig ausgezogen. Ein zweites leistenförmiges Sinnesfeld am Endglied des Labialtasters findet sich bei keinem anderen Vertreter der Noteridae und kann als Autapomorphie der Gattung *Renotus* gewertet werden.

Merkmal 47; Zusätzliche pro- und mesotibiale Dornenreihe

Nur *Renotus* weist über dem apicalen, dichtstehenden Saum abgeflachter, geriefter Dornen an den Pro- und Mesotibiae der Eunoteridae (Abschnitt 5.4.6./Merkmal 22) einen zweiten, kürzeren Saum dicht stehender, abgeflachter Dorne auf. Dieses Merkmal kann wie das vorhergehende als Autapomorphie von *Renotus* betrachtet werden.

5.5. Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Noterus*

Anhand der vorliegenden Befunde scheinen folgende Arten innerhalb der Gattung *Noterus* nähere Beziehungen zueinander aufzuweisen.

Noterus laevis, *N. clavicornis*, *N. japonicus*, *N. ponticus* und *N. granulatus*

Bei dieser in Rede stehenden Gruppe ist das Prosternum in der Mitte gekielt und median am Vorderrand mit einem nach hinten gerichteten Häkchen versehen (Abb. 3, 4, 22). Das gekielte Prosternum muß mit hoher Wahrscheinlichkeit als abgeleitet angesehen werden; es ist bei den Vertretern aller übrigen Noteridae ungekielt. Einschränkend zu dem nach hinten gerichteten Häkchen am gekielten Prosternum muß erwähnt werden, daß eine ähnliche Bildung auch bei der untersuchten Art der Gattung *Hydrocanthus* vorhanden ist.

5.6. Grundplan der Noteridae

Der Grundplan der Noteridae soll hier nicht im einzelnen ausgeführt werden. Er ergibt sich jeweils aus den ursprünglichsten Merkmalszuständen der in Abschnitt 5.4. vorgeführten Merkmale, sowie aus den in den Abschnitten 5.2. und 5.3. aufgezählten Merkmalen.

5.7. Monophylie der bisher eingeführten systematischen Taxa über dem Gattungsrang

5.7.1. Phreatodytidae Uéno 1957

Die Monophylie von *Phreatodytes* kann kaum bezweifelt werden. Allerdings ist nur eine von vermutlich insgesamt drei Arten (RICHOUX & REYGROBELLET, 1986) der Gattung beschrieben worden. UÉNO (1957) führt für diese aberrante Reliktgruppe den Familienrang ein. Das ist angesichts der basalen Stellung von *Phreatodytes* zwar formal vertretbar, aber angesichts der Tatsache, daß *Phreatodytes* mit den Noteridae (Abschnitt 5.2.) enger verwandt ist als mit allen anderen Hydradephagen-Gruppen keinesfalls notwendig.

5.7.2. Notomicrini Zimmermann 1919

Diese von ZIMMERMANN (1919) eingeführte, die Gattungen *Notomicrus* und *Hydrocoptus* umfassende systematische Einheit wurde von BEUTEL & ROUGHLEY (1987) als paraphyletisch erkannt. Dieser Befund steht im Einklang mit den Resultaten der vorliegenden Arbeit (Abschnitt 5.4.3.).

5.7.3. Noterini Sharp 1882

Das von SHARP (1882) eingeführte Taxon Noterini umfaßt die Gattungen *Pronoterus*, *Noterus*, *Synchortus*, *Mesonoterus*, *Renotus* und *Siolius*. Nach BEUTEL &

ROUGHLEY (1987), sowie nach den Befunden der vorliegenden Studie (Abschnitt 5.4.6. bis 5.4.13.) sind auch die Noterini sicher paraphyletisch.

5.7.4. Hydrocanthini Sharp 1882

Die die Gattungen *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* umfassenden Hydrocanthini Sharp (1882) sind nach den in Abschnitt 5.4.12. vorgestellten Befunden möglicherweise monophyletisch.

5.7.5. Suphisini Sharp 1882

Die nach der Wiedereingliederung von *Colpius inflatus* LeConte in die Gattung *Suphis* (SPANGLER & FOLKERTS, 1973) nur noch diese eine Gattung umfassenden Suphisini sind sicher monophyletisch (Abschnitt 5.4.14.).

5.8. Fossilbefunde

Eine nahe Verwandtschaft zwischen den Noteridae und den durch Funde aus der Unteren Kreide bekannten Vertretern der Liadytidae Ponomarenko wird von PONOMARENKO (1977) vermutet. Als Synapomorphie für Noteridae und Liadytidae gibt PONOMARENKO (1977) die scharf abgegrenzte, mediane Metasternalfläche an (Ausdehnung der Noteridenplattform auf das Metasternum). Wie oben erwähnt, gehört dieses Merkmal jedoch mit einiger Wahrscheinlichkeit nicht zum Grundplan der Noteridae (Abschnitt 5.4.3./Merkmal 17). Im übrigen ist dieses Merkmal nur bei einer der beiden Arten (*Liadytes longus* Ponomarenko) erkennbar. Eine Stellung der Liadytidae innerhalb der Noteridae läßt sich aufgrund der abweichenden Form der Hinterhüfte, des Vorhandenseins einer metasternalen Transversalleiste, der unmodifizierten Antennen und der langen, schlanken Extremitäten (PONOMARENKO, 1977) mit großer Wahrscheinlichkeit ausschließen. Die für die Beurteilung dieser Frage wichtige Vorderextremität sind bei keinem der fossilen Tiere erhalten. Weitere Fossilien, die den Noteridae zuzuordnen wären, sind nicht bekannt.

5.9. Betrachtungen zur Evolution der Noteridae

Schlüsse auf die Lebensweise der ältesten Vertreter der Noteridae sind durch die extremen Spezialanpassungen der am frühesten von der Hauptlinie abgezweigten Gattung *Phreatodytes* (*Phreatodytes relictus* Uéno. Zwei weitere, unbeschriebene Arten; RICHOUX & REYGROBELLET, 1986) erschwert. *Phreatodytes* zeigt verschiedene mit der subterranean Lebensweise korrelierte Autapomorphien (Abschnitt 5.4.2.). Ein Reihe von ursprünglich erscheinenden Merkmalen, wie etwa das Fehlen von Schwimmhaaren und die „elmoide“ Körperform (UÉNO, 1957) könnten auch als Regression gedeutet werden. Der Wegfall des Feinddruckes im Kieslückensystem (UÉNO, persönliche Mitteilung an BEUTEL) erübrigt rasche Schwimmbewegungen. Die leicht zugänglichen Nahrungsquellen (siehe unten) könnten ebenfalls bei einer sekundären Reduktion der Schwimmhaare sowie bei der Aufgabe der stromlinienförmigen Körpergestalt einen entscheidenden Einfluß genommen haben. Bemerkenswert ist die stets mit der Vermehrung der coxotrochanteralen Muskeln (M 86 und M 87) verbundene starke Ausweitung der Hinterhüfte auf Kosten des Metasternum. Die starke Reduktion der Metasternum steht wiederum mit dem völligen Verlust der Flugfähigkeit und der entsprechenden Muskeln im Zusammenhang

(*Phreatodytes* ohne *Alae*; UÉNO, 1957). Auffallend ist, daß *Phreatodytes* unter den Flügeldecken keinen Luftvorrat mit sich führt (UÉNO, 1957). *Phreatodytes* muß nach den von UÉNO (1957) durchgeführten Versuchen in der Lage sein, sich seinen Sauerstoffbedarf aus dem Wasser zu verschaffen. Darüber hinaus ist *Phreatodytes* – einmal mit der Oberfläche in Berührung gekommen – unfähig wieder abzutauchen (UÉNO, 1957). Eine frühere, weitere Verbreiterung von *Phreatodytes* könnte postuliert werden. Der spätere Konkurrenzdruck der höher evoluierten Formen hat die altertümlichste Form der Noteridae zu einem lichtlosen Dasein in den unterirdischen Höhlen- und Kieslückensystemen der zentraljapanischen Präfektur Hyogo verteilt.

Für den Grundplan der *Phreatodytes* als Schwestergruppe gegenüberstehenden übrigen Noteridae kann eine gemäßigte Schwimmfähigkeit und starke Orientierung zum Gewässergrund angenommen werden. Die Vertreter der basalen Gattung *Notomicrus* weisen an den nicht so stark abgeplatteten und nicht so stark verbreiterten Beinen nur einen sehr spärlichen Besatz von Schwimmhaaren auf. Andererseits ist der Körper bereits strömungsgünstig und gleichmäßig oval. Die bereits im Grundplan der Noteridae vorhandenen protibialen Außensporne (Abb. 63; Abschnitt 5.2./Merkmal 5) könnten als erste Anpassung der Protibia an das Hangeln im Wurzelgewirr des Gewässergrundes gedeutet werden. Den Umwandlungen der Protibia kommt, wie weiter unten deutlich wird, eine entscheidende Rolle in der Evolution der Noteridae zu. Eine starke Neigung zum Leben am Gewässergrund ist für *Notomicrus* charakteristisch (YOUNG, 1978). Von BEUTEL (persönliche Mitteilung) konnten in einem stark verkrauteten Graben im nördlichen Florida trotz langer Bemühungen durch Ketscherschläge im freien Wasser und entlang dem Gewässergrund kein einziges Exemplar von *Notomicrus* erbeutet werden. Aus mitgenommenen Schlamm- und Pflanzenproben kamen erst nach mehr als 24 Stunden die ersten Exemplare zum Vorschein. Die geringe Körpergröße von *Notomicrus* macht möglicherweise das Auftauchen zum Atemholen überflüssig. An Pflanzenwurzeln austretende Sauerstoffbläschen könnten zum Erneuern der Atemluft ausreichen.

Verbesserte Anpassung an das Leben am Gewässergrund stellen die bei *Hydrocoptus* erstmals auftretenden, stark verlängerten, gekrümmten protibialen Endsporne (Abschnitt 5.4.3./Merkmal 15), sowie die protarsalen Sohlenhaken dar (Abb. 61; Abschnitt 5.4.3./Merkmal 16). Auch sie sind zum Hangeln zwischen feinem Wurzelwerk geeignet. Gegenüber *Notomicrus* ist der Schwimmhaarbesatz von *Hydrocoptus* deutlich verbessert (vergleiche Abb. 63 und 65). Die Ausdehnung der Noteridenplattform auf das Metasternum (Abschnitt 5.4.3./Merkmal 17) kann als eine verbesserte Anpassung an das Entlangkriechen am Gewässergrund und besonders an Pflanzenstengeln gewertet werden.

Das bei *Pronoterus* und den folgenden Gattungen der Noteridae stark verlängerte erste Protarsomer ist mit einem auffallenden Kugelgelenk (Abb. 66, 71) in die Protibia eingelassen. Dank dieser Einrichtung kann der gesamte Protarsus leicht nach hinten geklappt werden, solange das Vorderbein zum Graben oder zum Hangeln genutzt wird.

Entscheidende synapomorphe Veränderungen in der Evolution der Noteridae erfuhren die Eunoterinae (Abschnitt 5.4.6.). Der letzte gemeinsame Vertreter dieser monophyletischen Einheit zeichnet sich gegenüber den basalen Gruppen durch den Besitz eines kräftigen protibialen Grabdornes aus. An Pro-, Meso- und Metatibia treten apical und dorsal (nur Protibia) abgeflachte, dichtstehende Dornenreihen auf.

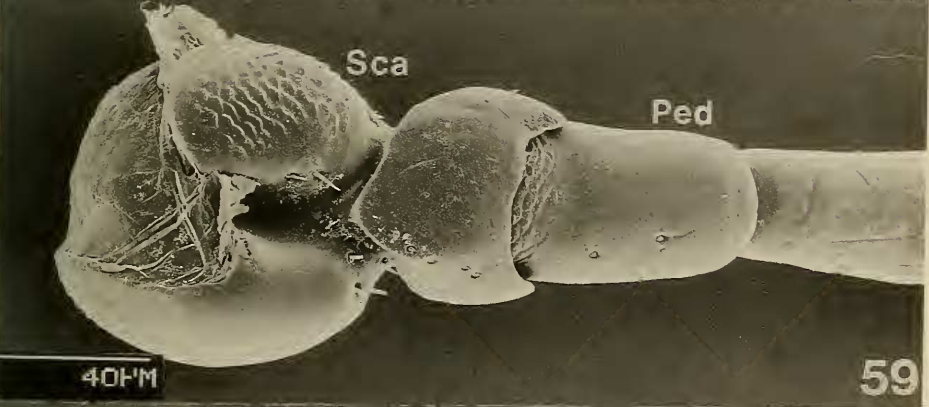
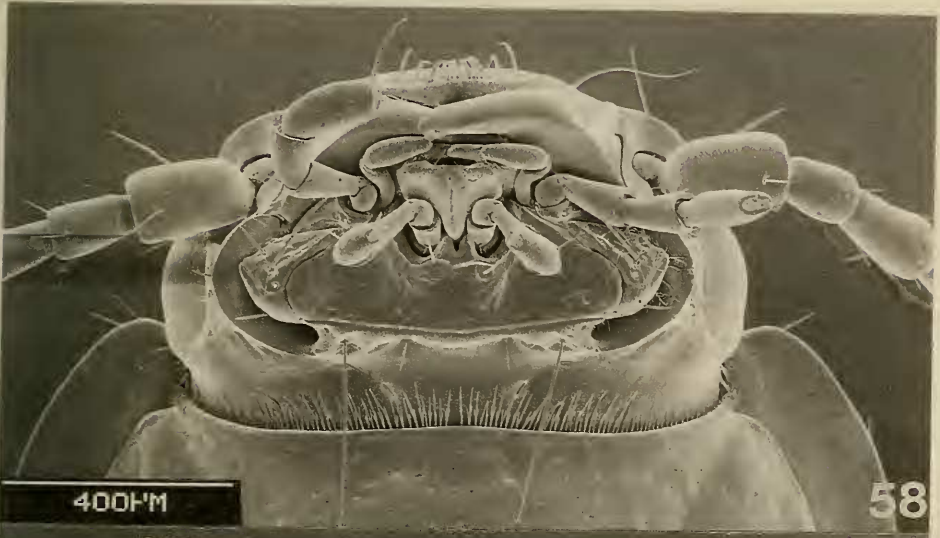


Abb. 58-60. Kopf und Antennenbasen. — 58. *Trachypachus holmbergi*, Kopf, Ventralansicht; — 59. *N. laevis* ♀, Antennenbasis: Scapus und Pedicellus. — 60. *Pelto-dytes* spec., Antennenbasis: Scapus und Pedicellus.

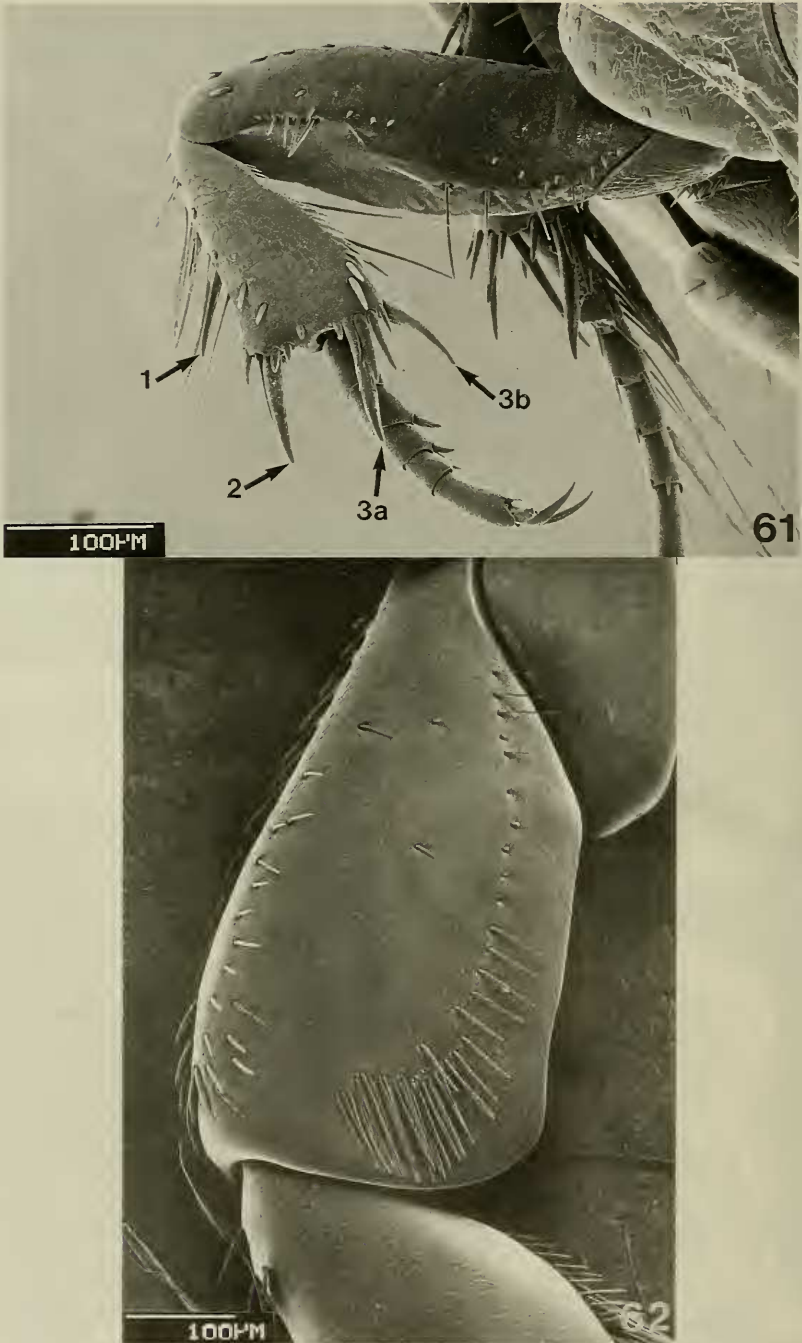


Abb. 61–62. Details an Extremitäten. – 61. *Hydrocoptus subvittulus* ♀, rechtes Vorderbein, Vorderfläche; – 1 proximaler protibialer Außensporn; – 2 distaler protibialer Außensporn; – 3 protibiale Endsporne (*a* äußerer Sporn; wird bei den Eunoteridae zum kräftigen Grabsporn umgewandelt, *b* innerer Sporn); – 62. *N. laevis* ♂, Metafemur, Vorderansicht.

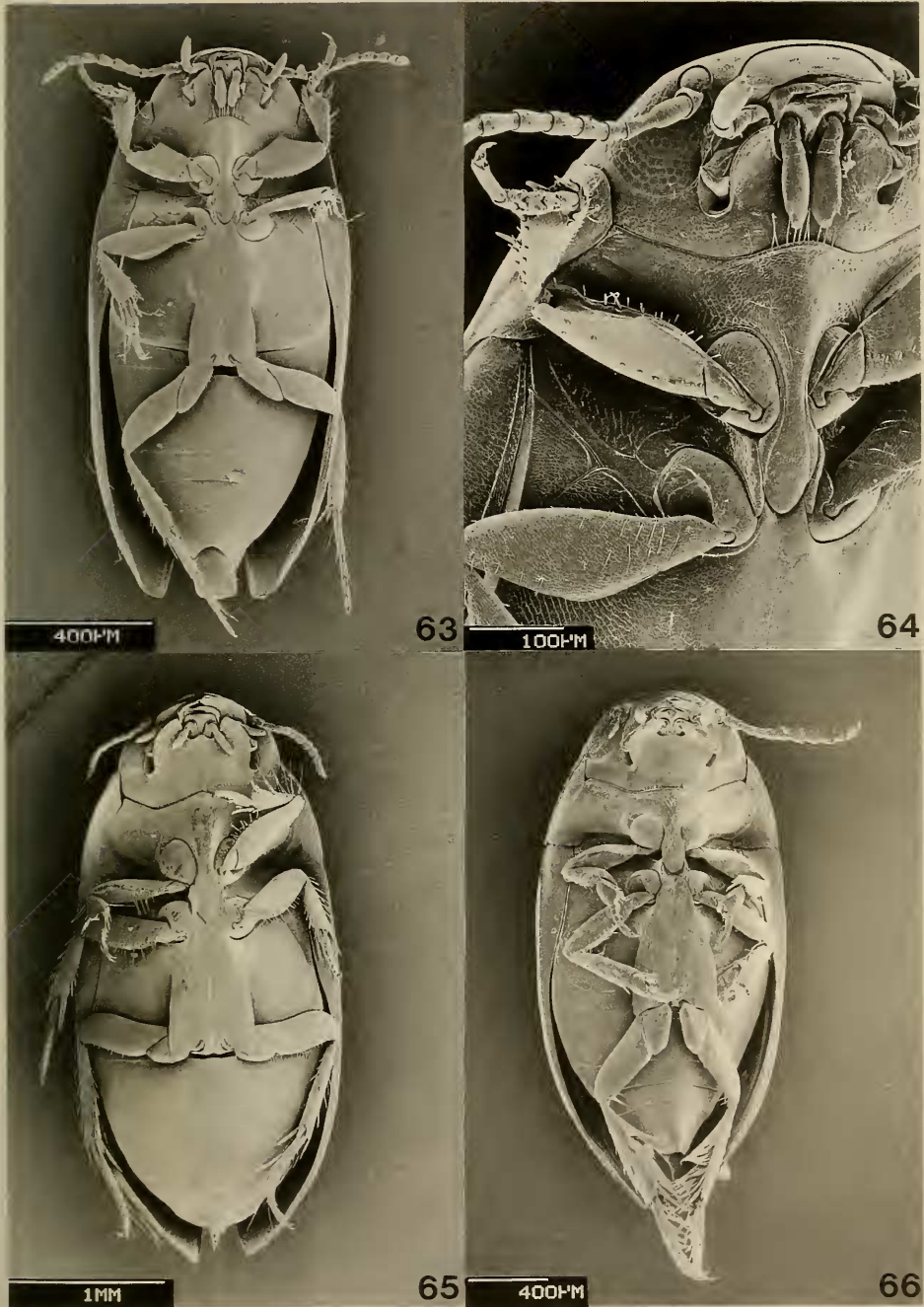


Abb. 63–66. Ventralansichten. — 63. *Notomicrus gracilipes* ♂; — 64. *Notomicrus gracilipes* ♂, Ausschnitt aus Abb. 63; — 65. *Hydrocoptus bivittis* ♀; — 66. *Mesonoterus addendus* ♂.



Abb. 67–69. Ventralansichten. – 67. *Hydrocanthus iricolor* ♀; – 68. *Canthydrus luctuosus* ♀; – 69. *Suphisellus bicolor* ♀.

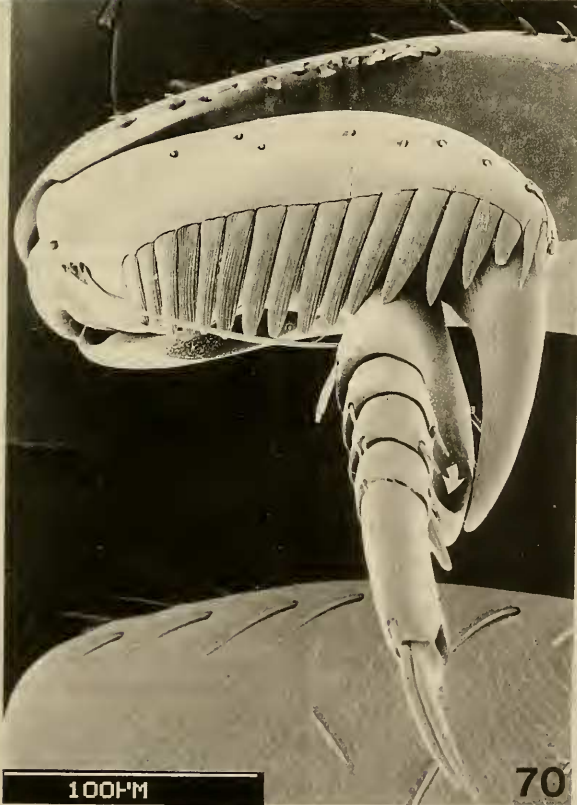
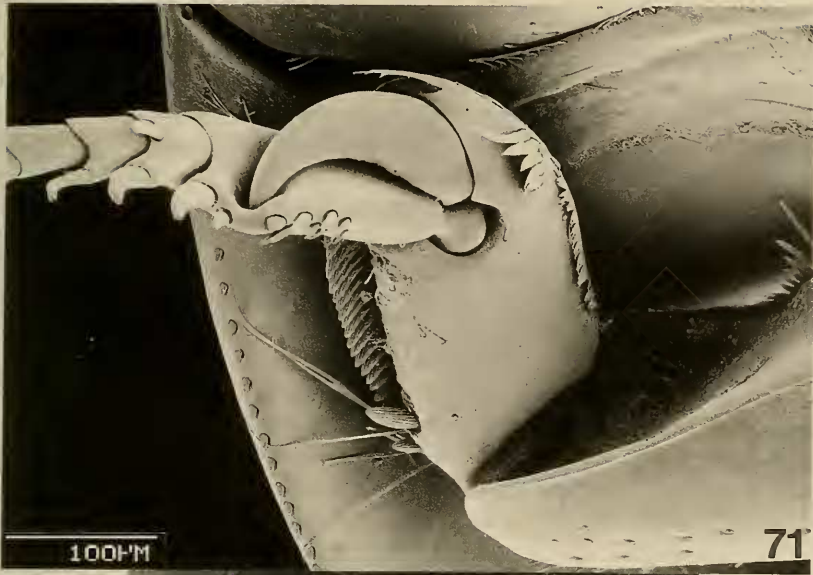


Abb. 70–71. Rechte Vorderextremitäten. – 70. *Suphisellus bicolor* ♀, Ausschnitt aus Abb. 69; der Pfeil zeigt die tief eingesenkte Tasche am 1. Protarsomer, die zur Aufnahme des Grabdornes dient, wenn der Protarsus die Ruhestellung einnimmt (siehe Abb. 71); – 71. *Hydrocanthus iricolor* ♀, Innenansicht; Protarsus in Ruhestellung und an den Grabdorn angelegt.

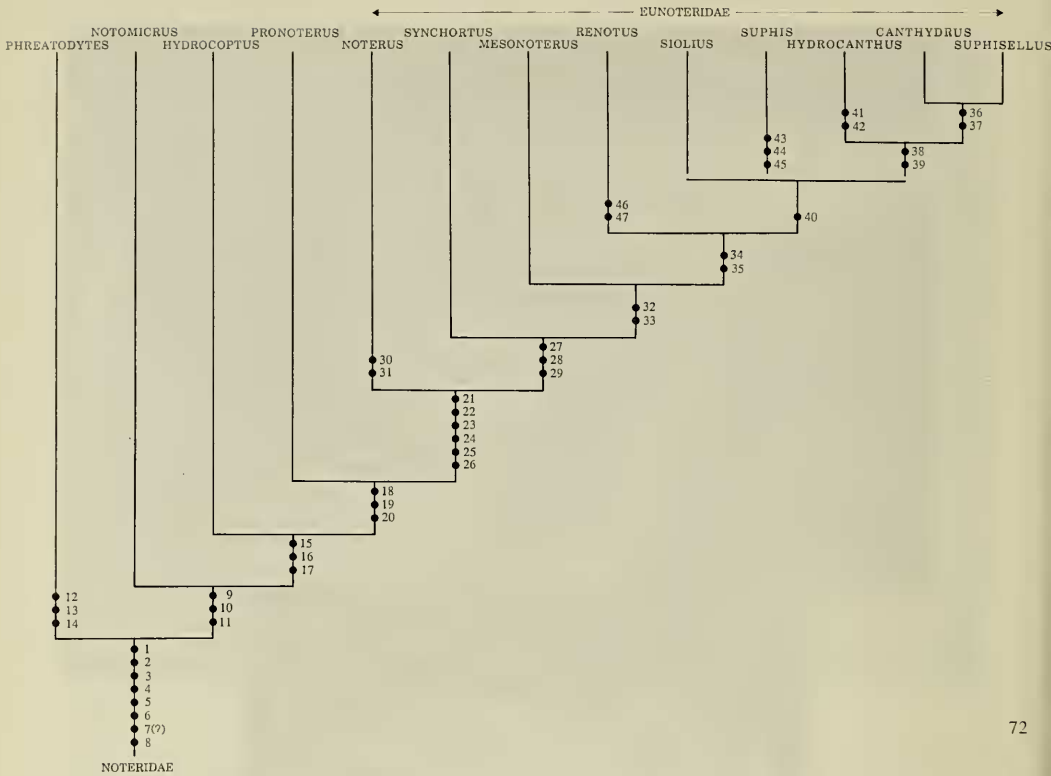


Abb. 72. Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen der Noteridae; die Synapomorphien sind durch schwarze Kreise ausgezeichnet: - 1 Form des Scapus, - 2 Verbreiterungen der Antennenglieder, - 3 Profemorale Antennenputzscharte, - 4 Profemorale Rinne, - 5 Protibialer Außensporn, - 6 Noteridenplattform, - 7 (?) Kopfdrüse, - 8 Hinterhüftmuskulatur, - 9 Schildchen verdeckt, - 10 Stromlinienform, - 11 Schwimmhaare, - 12 Verzweigung, - 13 Reduktion der Augen, - 14 Tasthaare, - 15 Protibiale Endsporne verlängert und gekrümmt, - 16 Gekrümmte Dorne auf der Ventralseite der Protarsomeren 1-3, - 17 Ausdehnung der Noteridenplattform auf das Metasternum, - 18 Verbreiterung und Verlängerung des ersten basalen Pro- und Mesotarsomeres, - 19 Verbreitertes Endglied des Palpus labialis, - 20 Leistenförmiges, apicales Sinnesfeld am Endglied des Palpus labialis, - 21 Protibialer Grabdorn, - 22 Protibiale Dornenreihe, - 23 Reduktion der protibialen Außensporne, - 24 Rundung der protibialen Außenkante, - 25 Teilweise Reduktion des inneren protibialen Endspornes; - 26 Hinterrand der Noteridenplattform eingeschnitten; - 27 Grabdornrinne ventral am ersten Protarsomer, - 28 Vollständige Reduktion des inneren protibialen Endspornes, - 29 Verbreiterung der Gula, - 30 Verbreiterung der Antennomere 5 und 6, - 31 Starke Ausprägung der profemoralen Antennenputzscharte, - 32 Procoxa globulär, - 33 Hinterecken der Noteridenplattform mit Borstenbesatz, - 34 Protarsomerentasche, - 35 Prosternalfortsatz verbreitert und truncat, - 36 Mesocoxalcondylus, - 37 Durchgehende, transversale Borstenreihe an den abdominalen Sterniten V und VI, - 38 Verlängerung des abgeflachten protibialen Dornensaumes, - 39 Verkürzung und Abflachung der Mesotibia, - 40 Metafemorale Borstenpinsel, - 41 Extreme Verbreiterung des Prosternalfortsatzes, - 42 Optimierung der Hinterextremitäten als Schwimmbeine, - 43 Basis des Prosternalfortsatzes steil abfallend, - 44 Dornenbesatz an der Vorderkante des Prosternalfortsatzes, - 45 Hochgewölbte Körperform, - 46 Zweites leistenförmiges Sinnesfeld am Endglied des Palpus labialis, - 47 Zusätzliche pro- und mesotibiale Dornenreihe.

Das Auftreten dieser beiden abgeleiteten Merkmale kann als eine Verbesserung der Grabfähigkeit verstanden werden. Mit dem Auftreten dieser beiden Neuerwerbungen und der Rundung der protibialen Außenkante gehen der Verlust der nun offenbar unnötig oder gar hinderlich gewordenen protibialen Außensporne zusammen mit der beginnenden Reduktion des inneren protibialen Endspornes einher. Als charakteristische Tendenz innerhalb der Eunoterinae können die Ausbildung einer tropfenförmigen Körpergestalt (größte Breite im vorderen Körperbereich), ein hochgewölbter Rücken und die starke Abflachung der Ventralseite angesehen werden. Durch das seitlich weit nach unten gezogene Pronotum entstehen auffallende Vertiefungen zwischen den Vorderhüften und den prothorakalen Epipleuren, die den Grabbeinen als Arbeitsräume dienen (Abb. 3, 66, 67, 68, 69, 71). Die geschilderten Tendenzen erreichen bei verschiedenen Gattungen unterschiedlich starke Ausprägungen. Ein extremes Maß an Hochwölbung wird bei der Gattung *Suphis* und einigen kleinen Arten der Gattung *Suphisellus* [*Suphisellus levis* Fall, *S. insularis* (Chevrolat), YOUNG, 1979] erreicht. Unterschiedliche Grade der Optimierung der Mittel- und Hinterbeine als Schwimmextremitäten wurden unabhängig innerhalb verschiedener Gattungen erlangt. Insbesondere die Arten der an der Basis der Eunoterinae abzweigenden Gattung *Noterus* sowie die höher evoluierten Vertreter der Gattung *Hydrocanthus* können als herausragende Schwimmer unter den Noteridae angesehen werden. Es ist in diesem Zusammenhang zu erwähnen, daß die Larven der Gattung *Hydrocanthus* sekundär zum Leben im freien Wasser übergegangen sind (BEUTEL, persönliche Mitteilung). Eine verstärkte Tendenz zum Aufenthalt außerhalb des Gewässergrundes kann auch für die adulten Tiere der Gattung *Hydrocanthus* angenommen werden.

Innerhalb der Eunoterinae schreitet die Optimierung der Vorderextremitäten als Grabbeine weiter fort. Der innere protibiale Endsporn wird vollständig reduziert. Eine Rinne (Abschnitt 5.4.7./Merkmal 27) und schließlich eine tief eingesenkte Tasche distal am ersten Protarsomer (Abb. 69, 70, 71) dient zur Aufnahme des Grabdornes, wenn der Protarsus die Ruhestellung einnimmt. Bei den Gattungen *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* ist der protibiale Dornensaum fast bis zur Basis der Tibia verlängert. Die Ausdehnung des protibialen Dornensaumes geht mit einem fast vollständigen Verlust der protibialen Schwimmhaare einher (Abschnitt 5.4.12./Merkmal 38).

Funktionell schwer zu deuten ist der Wandel der Procoxae von einer länglich-konischen Form zu einer globulären Form bei den Vertretern der Eunoterinae exklusive *Noterus* und *Synchortus* (Abschnitt 5.4.9./Merkmal 32). Der bei den Vertretern der Gattungen *Renotus*, *Siolius*, *Suphis*, *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* charakteristische, stark verbreiterte, caudal abgestutzte Prosternalfortsatz kann als craniale Verlängerung der Noteridenplattform interpretiert werden. Eine für die phylogenetische Analyse signifikante, aber funktionell schwer zu deutende Neuerwerbung, stellt das ventrale Mesocoxalgelenk der Vertreter der Gattungen *Canthydrus* und *Suphisellus* dar (Abschnitt 5.4.11./Merkmal 36). Es ist schwer vorstellbar, worin der Vorteil gegenüber dem herkömmlichen, das heißt, dem im Grundplan der Noteridae vorhandenen, ventralen Mesocoxalgelenk liegt.

Über die Ernährung von adulten und larvalen Vertretern der Noteridae ist im einzelnen recht wenig bekannt. Das gilt insbesondere für die stark vernachlässigten exotischen Taxa. Nach LEECH & CHANDLER (1956) sind die adulten Tiere durchweg räuberisch. UÉNO (1957) nimmt für *Phreatodytes* eine starke Tendenz zur sapro-

phagen Ernährung an (verendete Isopoden und Amphipoden). Daneben kommen als Beuteorganismen die in denselben unterirdischen Gewässern wie *Phreatodytes* lebenden häufigen Copepoda und Bathynellidae in Frage (UÉNO, 1957). Bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Darmuntersuchungen (Kropf) an Vertretern von *Noterus laevis*, *N. clavicornis* und *N. crassicornis* wurden Chironomiden- und Culicidenlarven festgestellt. RUHNAU (1985) gibt als Nahrung der Larven von *Noterus* (und möglicherweise Vertreter anderer Gattungen der Noteridae) kleine Oligochaeten- und Chironomidenlarven an. Diese Art der Ernährung läßt sich zwanglos mit der starken Bindung an den Gewässergrund in Zusammenhang bringen. Die von YOUNG (1967) geäußerte Hypothese, den in tropischen Gewässern (Cauca River, Columbien) oft in ungeheurer Individuenzahl auftretenden Arten der Gattungen *Hydrocanthus* und *Suphisellus* käme als Pflanzendetritusfressern eine bedeutende Rolle bei der Rückführung von Nährstoffen in den Waldboden zu, kann wohl kaum überzeugen. Nach allen bisherigen Erkenntnissen ernähren sich weder die Noteridenlarven noch die adulten Noteridae von pflanzlichem Material.

6. Literatur

- BAEHR, M. (1975): Skelett und Muskulatur von *Priacma serrata* LeConte (Coleoptera, Cupe-didae). — Z. Morph. Tiere 81: 55–101; Heidelberg & Berlin.
- (1979): Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta). — Zoologica 44 (130): 1–76; Stuttgart.
- BÄNNINGER, M. (1927): Die Ozaenini (Col. Carab.). 10. Beitrag zur Kenntnis der Carabinae. — Dtsch. ent. Z. 1927 (3): 177–216; Berlin.
- BALFOUR-BROWNE, F. (1940): British water beetles. — Vol. I: XX + 375 pp.; London (Ray Society).
- (1950): British water beetles. — Vol. II: XX + 394 pp.; London (Ray Society).
- (1961): The metendosternite in the Coleoptera. — J. Linn. Soc. (Zool.) 44 (298): 337–357; London.
- BALFOUR-BROWNE, J. (1939): A contribution to the study of the Dytiscidae. — I. (Coleoptera, Adephaga). — Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 11) 3: 97–114; London.
- BALFOUR-BROWNE, F. & BALFOUR-BROWNE, J. (1940): An outline of the habits of the water-beetle, *Noterus capricornis* Herbst (Coleopt.). — Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 15: 105–112, pl. 1; London.
- BAUER, A. (1910): Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. 95: 594–646; Leipzig.
- BEDEL, L. (1881): Faune des Coléoptères du Bassin de la Seine. — Annl. Soc. ent. France, 1; Paris.
- BELL, R. T. (1966): Coxal cavities and the classification of Adephaga (Coleoptera). — Ann. ent. Soc. Amer. 60: 101–107; Columbus, Ohio.
- BELKACEME, T. (1986): Skelet und Muskulatur der Hinterhüfte von *Haliplus lineatocollis* Mrsh. (Haliplidae, Coleoptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk. (A) 393: 1–12; Stuttgart.
- BERTRAND, H. (1928): Les larves et nymphes des Dytiscides, Hygrobiides et Haliplides. — Encycl. ent. (A) 10: VI + 366 pp.; 33 pls.; Paris (Lechevalier).
- (1972): Larves et nymphes des Coléoptères aquatiques du globe. — 804 pp.; Abbeville (F. Paillart).
- BEUTEL, R. (1986): Skelet und Muskulatur des Kopfes von *Hygrobia tarda* (Herbst). Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Hydradephaga (Insecta: Coleoptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk. (A) 388: 1–54; Stuttgart.
- BEUTEL, R. G. (1988): Studies of the metathorax of the trout-stream beetle, *Amphizoa lecontei* Matthews (Coleoptera: Amphizoidae): Contribution towards clarification of the systematic position of Amphizoidae. — Int. J. Ins. Morph. Embryol. 17 (1): 63–81; New York.

- (1989a): The head of *Spanglerogyrus albiventris* Folkerts (Coleoptera: Gyrinidae). Contribution towards clarification of the phylogeny of Gyrinidae and Adephaga. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) 118 (4): 431–461; Jena.
 - (1989b): The Prothorax of *Spanglerogyrus albiventris* Folkerts (Coleoptera: Gyrinidae). Contribution towards clarification of phylogeny of Gyrinidae and Adephaga. – Ent. basil. 13: 151–173; Basel.
 - (1990a): Phylogenetic analysis of the family Gyrinidae based on meso- and metathoracic characters. – Quaest. Entomol. 26: 163–191; Edmonton.
 - (1990b): The metathoracic features of *Omoglymmius hamatus* and their significance for classification of Rhysodini (Coleoptera: Adephaga). – Entomol. Gener. 15 (3): 185–201; Stuttgart.
- BEUTEL, R. & BELKACEME, T. (1986): Comparative studies on the metathorax of Hydradephaga and Trachypachidae. – Ent. basil. (Hydradephaga-Symposium). 11: 221–229; Basel.
- BEUTEL, R. G. & ROUGHLEY, R. E. (1987): On the systematic position of the genus *Notomicrus* Sharp (Hydradephaga, Coleoptera). – Canad. J. Zool. 65 (8): 1898–1905; Ottawa.
- (1988): On the systematic position of the family Gyrinidae (Coleoptera: Adephaga). – Z. zool. Syst. EvolutForsch. 26: 380–400; Hamburg & Berlin.
- BEUTEL, R. G. & RUHNAU, S. (1990): Phylogenetic analysis of the genera of Haliplidae (Coleoptera) based on characters of adults. – Aquatic Insects 15 (3): 1–17; Lisse.
- BÖVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. C. (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. – Ent. Americ. (N. S.) 11 (1–4): 1–351; Brooklyn, New York.
- BURMEISTER, E.-G. (1976): Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. – Zoolmorph. 85: 165–257; Berlin.
- CAMPAU, E. J. (1940): The morphology of *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer) (Coleoptera: Cantharidae). – Microent. 5 (3): 57–85; Stanford.
- CHADWIK, L. E. (1959): Spinasternal musculature in certain insect orders. – Smithson. misc. Collns 137: 117–156; Washington D. C.
- CRAMPTON, G. C. (1918): A phylogenetic study on the terga and wing basis in Embiids, Plecoptera, Dermaptera and Coleoptera. – Psyche 25: 4–12; Cambridge, Mass.
- DETTNER, K. (1985): Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). – Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 156–171; Philadelphia.
- DORSEY, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium, and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. – Smithson. misc. Collns 103 (7): 1–42, 24 pls; Washington D.C.
- DOYEN, J. T. (1966): The skeletal anatomy of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). – Misc. Publ. ent. Soc. Amer. 5: 103–150; College Park, Md.
- EL-KIFL, A. H. (1953): Morphology of the adult *Tribolium confusum* Duv. and its differentiation from *Tribolium (Stene) castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae). – Bull. Soc. Fouad 1er Entomol. 37: 173–249; Le Caire.
- EVANS, M. E. G. (1964): A comparative account of the feeding methods of the beetles *Nebria brevicollis* (F.) (Carabidae) and *Philonthus decorus* (Grav.) (Staphylinidae). – Trans. R. Soc. Edinb. 66 (5): 91–109; Edinburgh.
- (1977): Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae. – J. Zool. 181: 189–226; London.
- FERRIS, G. F. (1940): The myth of the thoracic sclerites of insects. – Microentomology 5: (3) 87–90; Stanford.
- FRANSCICOLO, M. E. (1979): Fauna d'Italia XIV. Coleoptera. Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae. – 804 pp.; Bologna (Calderini).
- GALEWSKI, K. (1971): A study on morphobiotic adaptations of European species of the Dytiscidae (Coleoptera). – Polskie Pismo Entomologiczne 41: 487–702; Wroclaw.

- GUIGNOT, F. (1931–33): Les Hydrocanthares de France. Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae et Gyrinidae de la France continentale, avec notes sur les espèces de la Corse et de l'Afrique du Nord française. — 1057 pp.; Toulouse (Douladoure).
- (1959): Révision d'Hydrocanthares d'Afrique (Coleoptera, Dytiscoidea). Deuxième partie (Hydroporini, Noterinae, Laccophilinae, Agabini). — *Annls Mus. R. Congo Belge* (Sér. 8) 78: 323–648; Tervuren.
- HAMMOND, P. M. (1979): Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of Adephagan phylogeny (Coleoptera). — pp. 113–180. — *In*: T. L. ERWIN, G. E. BALL, D. R. WHITEHEAD, A. L. HALPERN (eds): *Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification*. — 635 pp.; The Hague (Dr. W. Junk).
- HATCH, M. H. (1927): The morphology of Gyrinidae. — *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 7: 311–350, pls. 20–24; New York.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. — 370 pp.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. — 436 pp.; Frankfurt a. M. (Kramer).
- (1982): *Phylogenetische Systematik*. — 246 pp.; Berlin & Hamburg (Parey).
- HENRY, L. M. (1958): Musculature of the cervical region in insects. — *Microentomology* 23 (3): 95–105; Stanford.
- HLAVAC, T. F. (1971): Differentiation of the carabid antenna cleaner. — *Psyche* 78: 51–66; Lexington, Mass.
- (1975): The prothorax of Coleoptera (except Bostrichiformia – Cucujiformia). — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 147 (4): 127–183; Cambridge, Mass.
- HONOMICHL, K. (1975): Beitrag zur Morphologie des Kopfes der Imago von *Gyrinus substriatus* Stephens, 1829 (Coleoptera, Insecta). — *Zool. Jb. (Abt. Anat.)* 94: 218–295; Jena.
- JACKSON, D. J. (1952): Observations on the capacity for flight of water beetles. — *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)* 27: 57–70; London.
- (1956a): Observations on flying and flightless water beetles. — *J. Linn. Soc. Lond.* 43 (289): 18–42; London.
- (1956b): The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the Western Scottish Isles. — *Proc. Linn. Soc. Lond.* 167: 76–96; London.
- (1973): The influence of flight capacity on the distribution of aquatic Coleoptera in Fife and Kinross-Shire. — *Entomologist's Gaz.* 24: 274–293; Farington.
- JEANNEL, R. (1941–42): Coléoptères carabiques. — *Faune de France* 39–40; 1173 pp.; Paris.
- KÉLER, S. v. (1963): *Entomologisches Wörterbuch*. — 3. Aufl. 774 pp.; Berlin (Akademie Verlag).
- KORSCHULT, E. (Hrsg.) (1923, 1924): *Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L.* — Bd. 1 (1923): 863 S.; Bd. 2 (1924): 964 S.; Leipzig (W. Engelmann).
- KRISTENSEN, N. P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders“. A critical review of recent accounts. — *Z. zool. Syst. EvolutForsch.* 13: 1–44; Hamburg & Berlin.
- LARSÉN, O. (1966): On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. — *Opusc. ent. (Suppl.)* 30: 1–241; Lund.
- LARSON, D. J. (1975): The predaceous water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of Alberta: systematics, natural history and distribution. — *Quaest. Entomol.* 11 (3): 245–498; Edmonton.
- LEECH, H. B. & CHANDLER, H. P. (1956): Aquatic Coleoptera. — pp. 293–371. — *In*: R. L. USINGER (ed.): *Aquatic Insects of California with Keys to North American Genera and Californian Species*. — X + 508 pp.; Berkeley, Los Angeles (University of California Press).
- LINDROTH, C. H. (1961–69): The ground-beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. — Parts 1–6. — *Opusc. Ent. (Suppl.)* 35: 1192 pp.; Lund.
- MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. — *Mem. amer. ent. Inst.* 4: 1–334; Ann Arbor.
- (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — *Mem. ent. Soc. Canada* 76: 1–431; Ottawa.

- MEINERT, F. (1901): Vandkalvelarverne (Larvae Dytiscidarum). — K. dan. Vidensk. Selsk. Skr. (Ser. 6, Nat. mat. Afd.) 9: 341–440, pls. I–VI; Kopenhagen.
- PONOMARENKO, A. G. (1977): Suborder Adephaga. — pp. 17–104. — In: L. V. ARNOLDI, V. V. ZHERIKIN, L. M. NIKRITIN & A. G. PONOMARENKO (eds): Mesozoic beetles. — Trudi Paleontol. Inst., Akad. Nauka SSSR, 161: 1–204; Moskva. [in Russian]
- REGENFUSS, H. (1975): Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur. — Z. zool. Syst. EvolutForsch. 13: 278–299; Hamburg & Berlin.
- RÉGIMBART, M. (1878): Étude sur la classification des Dytiscidae. — Anns Soc. ent. France (5ème Serie) 8: 447–466; Paris.
- RICHOUX, PH. & REYGROBELLET, J. L. (1986): First report on the ecology of the phreatic water beetle *Siئتitia avenionensis* Guignot (Coleoptera, Dytiscidae). — Ent. basil. (Hydradephaga-Symposium). 11: 371–384; Basel.
- ROUGHLEY, R. E. (1981): Trachypachidae and Hydradephaga (Coleoptera): A monophyletic unit? — Pan-Pac. Entomologist 57 (1): 273–285; San Francisco.
- RUHNAU, S. (1985): Zur Morphologie und Biologie der praeimagnalen Stadien des Wasserkäfers *Noterus crassicornis* (Müller, 1776) (Coleoptera, Hydradephaga, Noteridae). — Unveröffentl. Diplomarbeit, Fakultät für Biol., Univ. Tübingen, 99 pp.; Tübingen.
- (1986): Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. — Ent. basil. (Hydradephaga-Symposium). 11: 231–271; Basel.
- RUNGIUS, H. (1911): Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. 98: 179–287; Leipzig.
- RÜSCHKAMP, F. (1927): Der Flugapparat der Käfer. Vorbedingung, Ursache und Verlauf seiner Rückbildung. — Zoologica 28: 1–88; Stuttgart.
- SCHAEFLEIN, H. (1971): Familie Dytiscidae, echte Schwimmkäfer. — pp. 16–89. — In: H. FREUDE, K.-H. HARDE, G. A. LOHSE: Die Käfer Mitteleuropas, Bd. 3; Krefeld (Goecke & Evers).
- SHARP, D. (1882): On aquatic carnivorous Coleoptera or Dytiscidae. — Sci. Trans. R. Dublin Soc. 2 (2): 179–1003, pls. 6–18; Dublin.
- SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of Insect Morphology. — 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).
- SPANGLER, P. J. & FOLKERTS, G. W. (1973): Reassignment of *Colpius inflatus* and a description of its larva (Coleoptera: Noteridae). — Proc. biol. Soc. Wash. 86 (43): 501–509; Washington D. C.
- STEINER, W. E., Jr. (1981): A new genus and a new species of laccophiline water beetle from Ecuador (Coleoptera: Dytiscidae). — Pan-Pac. Entomologist 57 (1): 251–259; San Francisco.
- TIETZE, F. (1963): Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur (Coleoptera: Carabidae). — Beitr. Ent. 13 (1–2): 88–167; Berlin.
- TONAPI, G. T. (1977): Some adaptive features in the respiratory system of *Dineutes indicus* Aubé (Coleoptera, Gyrinidae). — Zool. Scripta 6: 107–111; Poona, India.
- UÉNO, S.-I. (1957): Blind aquatic beetles of Japan, with some accounts of the fauna of Japanese subterranean waters. — Arch. Hydrobiol. 53 (2): 250–296; Stuttgart.
- VAZIRANI, T. G. (1968): Contribution to the study of aquatic beetles (Coleoptera). 2. A review of the Subfamilies Noterinae, Laccophilinae, Dytiscinae and Hydroporinae (in part) from India. — Oriental Insects 2 (3–4): 221–341; New Dehli.
- WARD, R. D. (1979): Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adephaga (Coleoptera). — pp. 181–192. — In: T. L. ERWIN, G. E. BALL, D. R. WHITEHEAD, A. L. HALPERN (eds): Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification. — 635 pp.; The Hague (Dr. W. Junk).
- WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. — 726 pp.; Jena (Gustav Fischer).
- WILLIAMS, I. W. (1938): The comparative morphology of the mouthparts of the order Coleoptera treated from the standpoint of phylogeny. — J. N. Y. entomol. Soc. 46: 245–289; New York.

- YOUNG, F. N. (1954): The water beetles of Florida. – Univ. Fla. Publ. (Biol. Sci. Ser.) 5 (1): 1–238; Gainesville.
- (1967): A possible recycling mechanism in tropical forests. – Ecology 48 (3): 506; Durham.
 - (1978): The New World species of the water-beetle genus *Notomicrus* (Noteridae). – Syst. Ent. 3: 285–293; London.
 - (1979): Water beetles of the genus *Suphisellus* Crotch in the Americas north of Colombia (Coleoptera: Noteridae). – The Southwestern Naturalist 24 (3): 409–429; Austin, Tex.
- ZAITSEV, F. A. (1953): Fauna of the USSR. Coleoptera IV. Amphizoidae, Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae. – 377 pp.: Moskva & Leningrad [in Russian; English translation (1972): 401 pp. translated by the Israel Programm for Scientific Translations, Ltd.; Jerusalem].
- ZIMMERMANN, A. (1919): Die Schwimmkäfer des deutschen entomologischen Museums in Berlin-Dahlem. – Arch. Naturg. (A) 83 (12): 68–249; Berlin.
- (1921): Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Schwimmkäferfauna nebst 41 Neubeschreibungen. – Arch. Naturg. (A) 87 (3): 181–206; Berlin.
 - (1930): Monographie der paläarktischen Dytisciden. I. Noterinae, Laccophilinae, Hydroporinae (1. Teil). – Koleopt. Rundsch. 16 (1/2): 35–118; Wien.

Anschrift des Verfassers:

Dr. TORSTEN BELKACEME, Kronenstraße 6, D-7400 Tübingen.